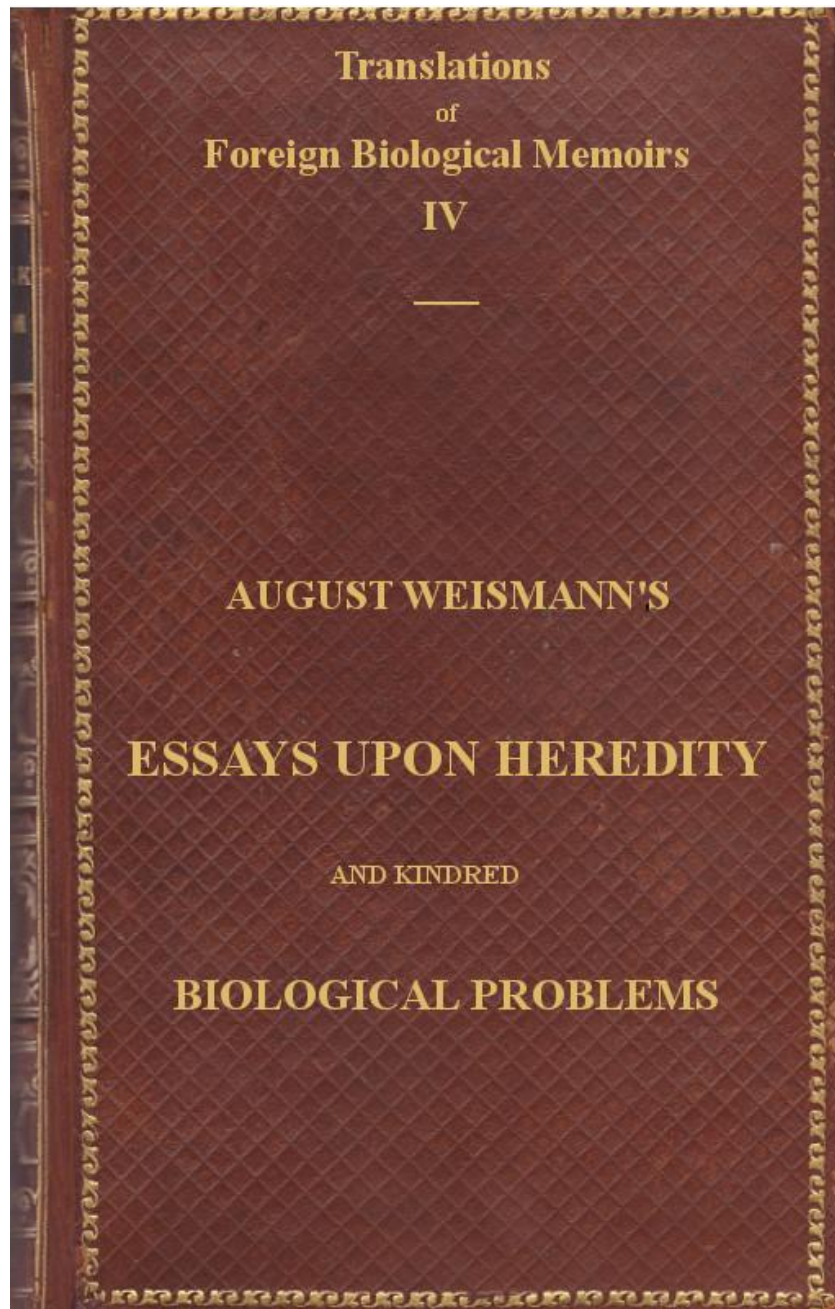


Очерки наследственности и родственных биологических проблем. Авторизованный перевод

Август Вейсман



Электронная книга проекта "Гутенберг" с эссе о наследственности и родственных биологических проблемах

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Очерки наследственности и родственных биологических проблем

Автор: Август Вейсман

Редактор: сэр Эдвард Бэгнолл Поултон

S. Schönland

Сэр А. Э. Шипли

Дата выхода: 1 февраля 2015 г. [Электронная книга № 48132]

Последнее обновление: 24 октября 2024 г.

Язык: Английский

Титры: Продюсерами выступили Шарлин Тейлор, Элизабет Осканян, Брайан Несс и команда онлайн-корректоров на <http://www.pgdp.net> (Этот файл был создан на основе изображений, щедро предоставленных Интернет-архивом / Канадскими библиотеками)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА "ЭЛЕКТРОННАЯ КНИГА ГУТЕНБЕРГА" "ОЧЕРКИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И РОДСТВЕННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ" ***

Изображение на обложке создано автором и находится в общественном достоянии.

ПЕРЕВОДЫ ИНОСТРАННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМУАРОВ

IV.

Лондон

ГЕНРИ ФРОУД



Издательский склад Оксфордского университета

Угол Аминь, Е.С.

ОЧЕРКИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И РОДСТВЕННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ

АВТОР : доктор АВГУСТ ВЕЙСМАН

ПРОФЕССОР ФРАЙБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА В БРАЙСГАУ

АВТОРИЗОВАННЫЙ ПЕРЕВОД

ПОД РЕДАКЦИЕЙ ЭДВАРДА Б. ПОУЛТОНА, M.A., F.L.S., F.G.S.

ПРЕПОДАВАТЕЛЬ КОЛЛЕДЖА КЕБЛ, ОКСФОРД

ПРЕПОДАВАТЕЛЬ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК, КОЛЛЕДЖ ИИСУСА, ОКСФОРД

SELMAR SCHÖNLAND, Ph.D.

МЛАДШИЙ КУРАТОР ГЕРБАРИЯ ФИЛДИНГА В ОКСФОРДСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

И АРТУР Э. ШИПЛИ, магистр, Ф.Л.С.

НАУЧНЫЙ СОТРУДНИК И ПРЕПОДАВАТЕЛЬ КОЛЛЕДЖА ХРИСТА В КЕМБРИДЖЕ

ПРЕПОДАВАТЕЛЬ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ В КЕМБРИДЖСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

Оксфорд

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ CLARENDON PRESS

1889

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА.

Эссе, которые сейчас впервые публикуются в виде единого тома, не были написаны по какому-либо заранее составленному плану, а публиковались отдельно с различными интервалами в течение последних семи лет. Хотя при написании предыдущих эссе я не знал, что за ними последуют другие, вся серия, тем не менее, тесно связана друг с другом. Все вопросы, которые пытается объяснить каждое эссе, постепенно возникли из тем, рассмотренных в первом. Размышляя о причинах, которые регулируют продолжительность жизни в различных формах, я был привлечен к рассмотрению новых вопросов, которые требовали дальнейших исследований. Эти соображения и результаты такого исследования составляют предмет всех последующих эссе.

Я использую здесь слово 'исследование' в смысле, несколько отличном от того, в котором оно обычно используется в естественных науках; поскольку обычно предполагается, что оно подразумевает проведение новых наблюдений. Некоторые из этих эссе, особенно № №. IV, V и VI, в основном основаны на новых открытиях. Но в большинстве оставшихся эссе исследования носят более абстрактный характер и заключаются в выдвижении новых точек зрения, основанных на множестве хорошо известных фактов. Однако я полагаю, что история науки доказывает, что прогресс обусловлен не только открытием новых фактов, но и их правильной интерпретацией: только таким образом можно прийти к истинному пониманию природных процессов. Главным образом в этом смысле содержание этих эссе следует рассматривать как исследование.

Тот факт, что они содержат результаты исследования, сделал невозможным внесение каких-либо существенных изменений в перевод, даже в тех пунктах, о которых мое мнение с тех пор в некоторой степени изменилось. Сегодня я должен был бы выразить некоторые моменты в Очерках I, IV и V несколько иначе; но если бы я внес такие изменения, связь между очерками в целом стала бы менее ясной, поскольку каждый из предыдущих очерков лег в основу того, что последовало за ним. Даже некоторые ошибки интерпретации по этому поводу остаются неисправленными. Так, например, в Очерке IV предполагается, что два полярных тела, извергаемых половыми яйцеклетками, идентичны; ибо в то время не было причин сомневаться в том, что они физиологически эквивалентны. Открытие числового закона полярных тел, описанное в Эссе VI, привело к тому, что я считаю более достоверным знанием о них. Таким образом, причины партеногенеза, изложенные в Эссе V, получили важное дополнение в факте, опубликованном в Эссе VI, о том, что партеногенетическими яйцеклетками изгоняется только одно полярное тело. Один этот факт объясняет, почему половые яйцеклетки, как правило, не могут развиваться без оплодотворения.

Следовательно, читатель не должен воспринимать отдельные эссе как полное выражение моего нынешнего мнения; скорее, их следует рассматривать как этапы исследования, как шаги к более совершенному знанию.

Поэтому я должен выразить надежду, что эссе можно будет прочитать в том же порядке, в каком они появились, и в котором они расположены в настоящем томе. Затем читатель пойдет по тому же пути, по которому я шел в развитии изложенных здесь взглядов; и хотя время от времени его могут уводить в сторону от прямого пути, возможно, такие отклонения не лишены интереса.

Я хотел бы выразить свою горячую благодарность мистеру Поултону за большой труд, который он взял на себя при редактировании перевода, который во многих местах представлял исключительные трудности. Большую часть текста я просмотрел в корректуре и полагаю, что он хорошо передает смысл оригинала; хотя, естественно, я не могу взять на себя смелость судить о тонкостях английского языка. Я особенно благодарен трем джентльменам, которые представили эти очерки английской публике, потому что я полагаю, что многие английские естествоиспытатели, даже будучи хорошо знакомыми с немецким языком, могли бы неправильно истолковать многие моменты оригинала, поскольку сложность рассматриваемых вопросов значительно увеличивает сложность языка.

Если читатели этой книги получают хотя бы половину того удовольствия от ее прочтения, которое я испытал при ее написании, я буду более чем удовлетворен.

AUGUST WEISMANN.

Freiburg i. Breisgau,

Январь 1889 года.

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКЦИИ.

Внимание английских биологов и людей науки впервые было привлечено к эссе профессора Вейсмана статьей, озаглавленной "Смерть" в "Девятнадцатом веке" за май 1885 года, написанной мистером А. Э. Шипли. С тех пор интерес к аргументам и выводам автора стал очень широким; особенно его усилили две статьи профессора Мозли в журнале "Nature" (т. XXXIII, стр. 154, и т. XXXIV, стр. 629), а также дискуссией о "Передаче приобретенных признаков", представленной профессором Ланкестером на собрании Британской ассоциации в Манчестере в 1887 году, — дискуссией, в которой принимал участие сам профессор Вейсман. Глубокий интерес, который повсеместно проявлялся к предмету, касающемуся самих основ эволюции, побудил редакторов надеяться, что том, содержащий собрание всех эссе профессора Вейсмана о наследственности и родственных проблемах, удовлетворит реальную потребность. В настоящее время, когда научные периодические издания часто содержат ссылки на эти эссе и когда различные вопросы, поднятые в них, обсуждаются по каждому поводу, на котором собираются биологи, прежде всего необходимо точно знать, что сказал сам автор. И есть много признаков того, что обсуждение уже пошло прахом из-за отсутствия этих знаний.

Перевод Эссе I и II был начат мистером А. Э. Шипли во время его пребывания во Фрайбурге зимой 1884 года. Его работе в значительной степени способствовала любезная помощь доктора ван Риса из Амстердама, которому мы хотим выразить нашу самую искреннюю благодарность.

Перевод был отложен до лета 1888 года, когда мистеру Шипли было предложено сотрудничать с другими редакторами в подготовке настоящего тома; издательство Clarendon Press согласилось опубликовать полную серию эссе в качестве одного из своих зарубежных биологических мемуаров.

Мы считаем вероятным, что эта работа может заинтересовать многих, кто не является квалифицированными биологами, но кто подходит к предмету с его философских или социальных аспектов. Таким читателям было бы неплохо сначала изучить эссе I, II, VII и VIII, поскольку таким образом они смогут подготовиться к более технической обработке, проводимой в других эссе.

Примечания, подписанные A. W. и датированные, были добавлены автором в процессе перевода. Примечания, заключенные в квадратные скобки, были добавлены редакцией; авторство во всех случаях указывается инициалами.

В заключение, мы считаем своим приятным долгом поблагодарить тех, кто любезно помог нам, прочитав корректурные листы и внося ценные предложения. Наша глубочайшая благодарность миссис Артур Литтелтон, мистеру У. Хатчетту Джексону, заместителю профессора Linacre в Оксфордском университете, мистеру Дж. С. Холдейну и профессору Р. Мелдоле. Важные предложения были также внесены профессором Э. Рэем Ланкестером, мистером Фрэнсисом Гальтоном и доктором А. Р. Уоллесом. Профессор У. Н. Паркер также оказал нам большую помощь, просмотрев корректурные листы вместе с профессором Вайсманном.

E. B. P.

C. C.

A. E. S.

Оксфорд, февраль 1889 г..

Содержание.

Переводчик. А. Э. Шипли

I.	Продолжительность жизни, 1881 г.	1
II.	О наследственности, 1883 г.	67
III.	Жизнь и смерть, 1883 г.	107

Переводчик. Selmar Schönland

IV.	Непрерывность зародышевой плазмы как основа теории наследственности, 1885,	161
Против	Значение полового размножения в теории естественного отбора,	251

	1886 г.	
VI.	О количестве полярных тел и их значении в наследственности, 1887 г.	333
VII.	О предполагаемых ботанических доказательствах передачи приобретенных признаков, 1888.	385
VIII.	Предполагаемая передача увечий, 1888 г.	419

Выдержки из эссе профессора Вейсмана о наследственности и родстве

Задачи, уже опубликованные в этой Стране.

- I. Краткий реферат в журнале "Nature", Т. XXXVII, стр. 541-542, П. К. Митчелл.
- II. Краткий реферат в 'Природе', том. XXXVIII, стр. 156-157, П. К. Митчелл.
- III. Короткая статья на тему этого эссе в "Девятнадцатом веке" за май 1885 г., А. Э. Шипли.
- IV. Аннотация в 'Природе', том. XXXIII, стр. 154-157, автор: профессор Мозли.
- V. Аннотация в 'Природе', том. XXXIV, стр. 629-632, автор: профессор Мозли.
- VI. Аннотация в 'Природе', том. XXXVI, стр. 607-609, автор: профессор Вейсман.
- VII, VIII. Поскольку эссе появились столь недавно, в нашей стране еще не появилось ни одного реферата.

Критику теорий профессора Вейсмана можно найти в "Физиологии растений" профессора Вайнса, лекция XXIII, стр. 660 и далее.

Я.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ.

1881.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Нижеследующий доклад был прочитан на собрании Ассоциации немецких натуралистов в Зальцбурге 21 сентября 1881 года; и здесь он напечатан по существу в том же виде. Теперь добавлено несколько более подробное обсуждение нескольких моментов; они были по

необходимости опущены в самой лекции ради краткости и, следовательно, не содержатся в отчете, опубликованном в Материалах пятьдесят четвертого собрания Ассоциации.

Дальнейшие дополнения были бы недопустимы без существенного изменения формы, и поэтому я не включил в текст примечание, которое в противном случае должно было там быть, и которое теперь можно найти в Приложении в качестве Примечания 8. Она заполняет пробел, оставленный в тексте по вышеупомянутой причине, попыткой дать объяснение нормальной гибели клеток тканей - объяснение, которое требуется, если мы хотим утверждать, что одноклеточные организмы устроены так, что потенциально бессмертны.

Другие части Приложения содержат, частично дальнейшие расширения, частично доказательства взглядов, выдвинутых в тексте, и, прежде всего, компиляцию всех известных мне наблюдений над продолжительностью жизни нескольких групп животных. Я в долгу перед несколькими выдающимися специалистами за передачу многих данных, которые являются одними из самых точных, которые мне удалось получить. Так, доктор Хаген из Кембриджа (США) был достаточно любезен, чтобы прислать мне отчет о своих наблюдениях за насекомыми разных отрядов: мистер У. Х. Эдвардс из Западной Вирджинии и доктор Шпейер из Родена — об их опыте с бабочками. Доктор Адлер из Шлезвига прислал мне данные о продолжительности жизни у *Cynipidae*, которые имеют особую ценность, поскольку они сопровождаются очень точными наблюдениями за условиями жизни этих животных; следовательно, в данном случае мы можем непосредственно исследовать факторы, на которых, как я полагаю, главным образом основана продолжительность жизни. Сэр Джон Лаббок из Англии и доктор Август Форель из Цюриха были любезны прислать мне отчет о своих наблюдениях за муравьями, а С. Клессен из Оксенфурта - о своих исследованиях нашей родной земли и пресноводных моллюсков.

Публикуя эти ценные сообщения вместе со всеми фактами, которые я смог почерпнуть из литературы по вопросу продолжительности жизни, и тем немногим, что я сам наблюдал по этому вопросу, я надеюсь дать стимул для дальнейших наблюдений в этой области, которой до сих пор во многом пренебрегали. Взгляды, которые я изложил в этой статье, основаны на сравнительно небольшом количестве фактов, по крайней мере, в том, что касается продолжительности жизни различных видов. Чем больше будет предоставлено точных данных и чем точнее будут установлены продолжительность жизни и ее условия, тем надежнее можно будет установить наши взгляды на причины, определяющие продолжительность жизни.

А. В.

Неаполь, 6 декабря 1881 г..

I.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ.

С вашего позволения, я выскажу вам сегодня несколько мыслей по поводу продолжительности жизни. Я едва ли могу придумать что-нибудь лучше, чем начать с простых, но значимых слов Йоханнеса Мюллера: "Органические тела бренны; в то время как жизнь поддерживает видимость бессмертия в постоянной череде подобных индивидов, сами индивиды уходят".

Опуская, на данный момент, какое-либо обсуждение относительно точной достоверности этого утверждения, во всяком случае очевидно, что жизнь индивидуума имеет свои естественные пределы, по крайней мере, среди тех животных и растений, с которыми мы встречаемся в повседневной жизни. Но столь же очевидно, что границы очень по-разному установлены у различных видов животных и растений. Эти различия настолько очевидны, что дали начало популярным высказываниям. Так, Якоб Гримм упоминает старую немецкую поговорку: 'Крапивник живет три года, собака в три раза дольше крапивника, лошадь в три раза дольше собаки, а человек в три раза дольше лошади, то есть восемьдесят один год. Осел в три раза старше человека, дикий гусь в три раза старше осла, ворона в три раза старше дикого гуся, олень в три раза старше вороны, а дуб в три раза старше оленя".

Если бы это было правдой, олень прожил бы 6000 лет, а дуб - почти 20 000 лет. Это высказывание, конечно, не основано на точном наблюдении, но оно становится верным, если рассматривать его как общее утверждение о том, что продолжительность жизни у разных организмов сильно различается.

Теперь возникает вопрос о причинах этих больших различий. Как получается, что люди наделены способностью жить долго в такой разной степени?

Сначала возникает соблазн искать ответ, апеллируя к различиям в морфологической и химической структуре, которые отделяют виды друг от друга. Фактически, все попытки пролить свет на этот предмет, которые предпринимались до настоящего времени, направлены именно в этом направлении.

Тем не менее, всех этих объяснений недостаточно. В определенном смысле верно, что причины продолжительности жизни должны содержаться в самом организме и не могут быть найдены ни в одном из его внешних условий или стечений обстоятельств. Но структура и химический состав — короче говоря, физиологическое строение тела в обычном смысле этих слов — не единственные факторы, определяющие продолжительность жизни. Этот вывод привлекает наше внимание, как только делается попытка объяснить существующие факты только этими факторами: должна быть какая-то другая дополнительная причина, содержащаяся в организме как неизвестная и невидимая часть его строения, причина, определяющая продолжительность жизни.

В первую очередь следует принимать во внимание размер организма. Из всех организмов в мире большие деревья живут дольше всех. Говорят, что адансонии на островах Зеленого Мыса живут 6000 лет. Самые крупные животные также достигают наибольшего возраста. Таким образом, нет никаких сомнений в том, что киты живут несколько сотен лет. Слоны живут 200 лет, и было бы нетрудно построить нисходящий ряд животных, у которых продолжительность жизни

уменьшается почти в точной пропорции к уменьшению размеров тела. Таким образом, лошадь живет сорок лет, черный дрозд - восемнадцать, мышь - шесть, а многие насекомые - всего несколько дней или недель.

Однако, если изучить факты немного внимательнее, то можно заметить, что большого возраста (200 лет), которого достигает слон, достигают также многие более мелкие животные, такие как щука и карп. Лошадь живет сорок лет, но то же самое делает кошка или жаба; а известно, что морской анемон живет более пятидесяти лет. Продолжительность жизни свиньи (около двадцати лет) такая же, как у рака, хотя последний и близко не достигает сотой доли веса свиньи.

Следовательно, очевидно, что продолжительность жизни не может определяться только размером тела. Однако между этими двумя признаками существует определенная связь. Крупное животное живет дольше, чем маленькое, потому что оно крупнее; оно не смогло бы стать даже сравнительно крупным, если бы не было наделено сравнительно большой продолжительностью жизни.

Помимо всех других причин, никто не мог себе представить, что гигантское тело слона может быть сформировано, как у мыши, за три недели или за один день, как у личинки некоторых мух. Беременность у слона длится почти два года, а зрелости он достигает только по прошествии примерно двадцати четырех лет.

Кроме того, для обеспечения сохранения вида крупному животному требуется больше времени, чем мелкому, когда оба достигают зрелости. Так, Лейкарт, а позже Герберт Спенсер указали, что поглощающая поверхность животного увеличивается только в квадрате его длины, в то время как его размер увеличивается в виде куба; и отсюда следует, что чем крупнее становится животное, тем больше будет трудностей с усвоением любой пищи сверх той, которая требуется ему для его собственных нужд, и, следовательно, тем медленнее оно будет воспроизводить себя.

Но хотя в целом можно утверждать, что продолжительность периода роста и продолжительность жизни наибольшие у самых крупных животных, тем не менее невозможно утверждать, что между ними существует какое-либо фиксированное соотношение; и Флуранс ошибался, когда считал, что продолжительность жизни всегда в пять раз превышает продолжительность периода роста. Такой вывод можно было бы принять в случае человека, если бы мы определили период его роста в двадцать лет, а продолжительность жизни в сто; но он не может быть принят для большинства других млекопитающих. Таким образом, лошадь живет от сорока до пятидесяти лет, и последнего возраста лошади достигают по меньшей мере так же часто, как люди ста лет; но лошадь становится зрелой через четыре года, и продолжительность ее жизни, таким образом, в десять или двенадцать раз превышает период ее роста.

Второй фактор, влияющий на продолжительность жизни, является чисто физиологическим: это скорость, с которой живет животное, быстрота, с которой происходят ассимиляция и другие жизненно важные процессы. По этому поводу Лотце замечает в своем "Микрокосме": "Активная и беспокойная подвижность разрушает организованное тело: быстроногие животные, на которых охотится человек, а также собаки и даже обезьяны, уступают по продолжительности жизни человеку и более крупным хищным животным, которые удовлетворяют свои потребности

несколькими энергичными усилиями'. "С другой стороны, инертность земноводных сопровождается относительно большой продолжительностью жизни".

В этих наблюдениях, безусловно, есть доля истины, и все же было бы большой ошибкой предполагать, что активность обязательно подразумевает короткую жизнь. Самые активные птицы живут очень долго, как будет показано позже: они живут так же долго, а иногда и дольше, чем большинство земноводных, которые достигают того же размера. Организм не следует рассматривать как кучу горючего материала, которая полностью превращается в пепел за определенное время, продолжительность которого определяется размером и скоростью горения; скорее его следует сравнить с огнем, в который можно постоянно добавлять свежее топливо и который, независимо от того, горит он быстро или медленно, может гореть столько, сколько требует необходимость.

Связь между активностью и короткостью жизни не может быть объяснена предположением, что происходит более быстрое расходование организмом, но она объяснима, потому что повышенная скорость, с которой протекают жизненные процессы, позволяет более быстро достигать цели жизни, а именно: достижение зрелости и воспроизводство вида.

Когда я говорю о цели жизни, я использую только фигуры речи и не имею в виду, что природа каким-либо образом действует сознательно.

Когда я говорил о связи между продолжительностью жизни и размером тела, я мог бы добавить еще один фактор, который также оказывает определенное влияние, а именно. сложность строения. Двум организмам одинакового размера, но принадлежащим к разным уровням организации, потребуются разные периоды времени для их развития. Некоторые животные очень низшей организации, такие как ризоподии, могут достигать диаметра $\cdot 5$ мм. и, таким образом, могут становиться крупнее яиц многих насекомых. Однако при благоприятных обстоятельствах амеба может разделиться на двух особей за десять минут, в то время как из яйца ни одного насекомого не может развиваться молодое животное менее чем за двадцать четыре часа. Требуется время для развития огромного количества клеток, которые в последнем случае должны возникнуть из одной яйцеклетки.

Следовательно, мы можем сказать, что особое строение животного отчасти определяет продолжительность времени, которое должно пройти до начала размножения. Однако период до размножения является лишь частью всей жизни животного, которая, конечно, охватывает весь период, в течение которого животное существует.

До сих пор всегда предполагалось, что продолжительность этого общего периода определяется исключительно строением тела животного. Но это предположение ошибочно. Силапружины, приводящей в движение колесо жизни, зависит не только от размера самого колеса или от материала, из которого оно сделано; и, оставляя метафору, продолжительность жизни определяется не только размером животного, сложностью его строения и скоростью его метаболизма. Факты прямо и недвусмысленно противоречат такому предположению.

Как, например, мы можем объяснить с этой точки зрения тот факт, что муравьиная матка и рабочие живут много лет, в то время как самцы живут самое большее несколько недель? Полы не отличаются какой-либо большой разницей в размерах или сложности телосложения, или в скорости обмена веществ. Во всех этих трех аспектах они должны рассматриваться как

совершенно одинаковые, и все же существует огромная разница между продолжительностью их жизни.

Позже я вернусь к этому и другим подобным случаям, а пока полагаю доказанным, что физиологические соображения сами по себе не могут определять продолжительность жизни. Не только они определяют силу пружины, приводящей в движение механизм жизни; мы знаем, что пружины разной прочности могут быть установлены в машинах одного и того же вида и качества. Однако эта метафора несовершенна, потому что мы не можем представить существование в организме какой-либо особой силы, определяющей продолжительность его жизни; но, тем не менее, она полезна, поскольку подчеркивает тот факт, что продолжительность жизни навязывается организму внешними причинами, точно так же, как пружина устанавливается на свое место силами, находящимися вне механизма, и не только устанавливается на свое место, но и выбирается определенной силы, чтобы через определенное время она разрядилась.

Короче говоря, я считаю, что продолжительность жизни действительно зависит от адаптации к внешним условиям, что ее продолжительность, будь она длиннее или короче, определяется потребностями вида и что она определяется точно таким же механическим процессом регуляции, с помощью которого структура и функции организма адаптируются к окружающей среде.

Предполагая на данный момент, что эти выводы справедливы, давайте зададимся вопросом, как с их помощью могла быть определена продолжительность жизни любого данного вида. Во-первых, при регулировании продолжительности жизни преимущество только для вида, а не для отдельной особи, имеет какое-либо значение. Это должно быть очевидно для любого, кто когда-то досконально продумал процесс естественного отбора. Для вида не имеет значения, дольше или короче живет особь, но важно, чтобы у особи была возможность выполнять свою работу по поддержанию вида. Эта работа заключается в размножении или формировании достаточного количества новых особей, чтобы компенсировать виду гибель тех, кто погибает. Как только особь выполнила свою долю в этой компенсационной работе, она перестает представлять какую-либо ценность для вида, она выполнила свой долг и может погибнуть. Но особь может приносить пользу виду в течение более длительного периода, если она не только производит потомство, но и ухаживает за ним в течение более длительного или более короткого времени, либо защищая, кормя, либо обучая его. Эту последнюю обязанность выполняет не только человек, но и животные, хотя и в меньшей степени; например, птицы учат своих детенышей летать и так далее.

Следовательно, мы должны ожидать, что, как правило, жизнь не намного превышает период размножения, за исключением тех видов, которые ухаживают за своими детенышами; и фактически мы обнаруживаем, что это так.

Все млекопитающие и птицы переживают период размножения, но этого никогда не происходит среди насекомых, за исключением тех видов, которые ухаживают за своим потомством. Более того, жизнь всех низших животных прекращается также с окончанием репродуктивного периода, насколько мы можем судить.

Однако таким образом определяется не продолжительность жизни, а только момент, в котором происходит ее прекращение относительно прекращения размножения. Сама

продолжительность зависит, во—первых, от продолжительности времени, необходимого животному для достижения зрелости, то есть продолжительности его молодости, и, во-вторых, от продолжительности периода фертильности, то есть времени, необходимого особи для производства достаточного количества потомков, чтобы обеспечить сохранение вида. Именно этот последний момент определяется внешними условиями.

Нет такого вида животных, который не подвергался бы уничтожению в результате различных случайных воздействий — голода или холода, засухи или наводнения, эпидемий или от врагов, будь то хищные звери или паразиты. Мы также знаем, что эти причины смерти лишь кажутся случайными, или, по крайней мере, что их можно назвать случайными только в отношении отдельного человека. На самом деле в результате деятельности этих агентств гибнет гораздо большее число людей, чем от естественной смерти. Существуют тысячи видов, существование которых зависит от уничтожения других видов; как, например, различные виды рыб, которые питаются бесчисленными мельчайшими ракообразными, обитающими в наших озерах.

Легко видеть, что особь, *при прочих условиях*, более подвержена случайной смерти, когда естественный срок ее жизни становится длиннее; и, следовательно, чем больше времени требуется особи для производства достаточного количества потомков, чтобы обеспечить существование вида, тем больше будет число особей, которые случайно погибнут, не выполнив эту важную обязанность. Отсюда следует, во-первых, что число потомков, произведенных любой особью, должно быть больше по мере увеличения продолжительности ее репродуктивного периода; и, во-вторых, удивительный результат, заключающийся в том, что природа не стремится обеспечить взрослой особи как можно более долгую жизнь, а, наоборот, стремится максимально сократить период репродуктивной активности, а вместе с этим и продолжительность жизни; но эти выводы относятся только к животному, а не к растительному миру.

Все это звучит очень парадоксально, но факты показывают, что это правда. На первый взгляд многочисленные примеры удивительно долгой жизни, кажется, опровергают этот аргумент, но противоречия лишь кажущиеся и исчезают при ближайшем рассмотрении.

Птицы, как правило, доживают до удивительно преклонного возраста. Даже самые маленькие из наших местных певчих птиц живут десять лет, в то время как соловей и черный дрозд живут от двенадцати до восемнадцати лет. Было замечено, что пара уток-гагар строила свое гнездо в одном и том же месте в течение двадцати лет, и считается, что эти птицы иногда достигают возраста почти ста лет. Кукушку, которую можно было узнать по особенной нотке в ее крике, слышали в одном и том же лесу тридцать два года подряд. Хищные птицы и птицы, обитающие в болотистых местностях, становятся намного старше, поскольку переживают не одно поколение людей.

Шинц упоминает бородатого грифа, которого видели сидящим на камне на леднике недалеко от Гриндельвальда, и старейшие мужчины в Гриндельвальде, когда были мальчишками, видели ту же птицу, сидящую на том же камне. Белоголовый гриф в зоологическом саду Шенбрунна находился в неволе 118 лет, и известно много примеров, когда орлы и соколы достигали возраста более 100 лет. Наконец, мы не должны забывать о^[1] Попугай атур с Ориноко, о котором индейцы говорили, что его нельзя понять, потому что он говорит на языке вымершего племени.

Поэтому необходимо спросить, насколько широко мы можем доказать, что такие долгие жизни на самом деле являются самыми короткими из возможных в данных обстоятельствах.

Здесь необходимо принимать во внимание два фактора: во-первых, то, что молодняк птиц в значительной степени подвержен разрушительным воздействиям; и, во-вторых, то, что строение птицы приспособлено для полета и, следовательно, исключает возможность какой-либо высокой степени плодовитости.

Многие птицы, такие как буреви́стник, ныряльщик, кайра и другие морские птицы, откладывают только одно яйцо и размножаются (как это обычно бывает с птицами) только один раз в год. Другие, такие как хищные птицы, голуби и колибри, откладывают по два яйца, и только те, которые плохо летают, такие как лесные птицы и фазаны, откладывают некоторое количество яиц (около двадцати), и детеныши именно этих видов особенно подвержены тем опасностям, которые в той или иной степени затрагивают потомство всех птиц. Даже яйца нашей самой могущественной местной хищной птицы, беркута, которого боятся все животные и чье гнездо, расположенное на скалистой возвышенности, находится вне досягаемости любых врагов, очень часто уничтожаются поздними заморозками или снегопадом весной, а в конце года, зимой, молодые птицы сталкиваются с самыми свирепыми врагами, а именно: голод. У большинства птиц яйцо, как только оно снесено, становится уязвимым для нападений врагов; куницы и ласки, кошки и совы, канюки и вороны - все они настороже. В более поздний период те же враги уничтожают множество беспомощных птенцов, а зимой многие погибают в борьбе с холодом и голодом или перед многочисленными опасностями, которые сопровождают перелеты по суше и морю, опасностями, которые уничтожают молодых птиц.

Невозможно напрямую установить точное число уничтоженных таким образом; но мы можем прийти к оценке косвенным методом. Если мы согласимся с Дарвином и Уоллесом в том, что у большинства видов сохраняется определенная степень постоянства числа особей в последовательных поколениях и что, следовательно, число особей в пределах одной и той же области остается сносно однородным в течение определенного периода времени; из этого следует, что, если мы знаем плодовитость и среднюю продолжительность жизни вида, мы можем подсчитать количество тех, кто погибает, не достигнув зрелости. К сожалению, средняя продолжительность жизни вряд ли известна с уверенностью для какого-либо вида птиц. Давайте, однако, предположим, ради аргументации, что особи определенного вида живут десять лет и что они откладывают по двадцать яиц в год; тогда из 200 яиц, которые откладываются в течение десяти лет, составляющих продолжительность жизни особи, 198 должны быть уничтожены, и только два достигнут зрелости, если число особей в виде должно оставаться постоянным. Или возьмем конкретный пример; давайте установим продолжительность жизни беркута в 60 лет, а период его незрелости (продолжительность которого точно неизвестна) в десять лет, и предположим, что он откладывает два яйца в год; — тогда пара произведет 100 яиц за 50 лет, и из них только два разовьются во взрослых птиц; и, таким образом, в среднем паре орлов удастся довести пару детенышей до зрелости только раз в пятьдесят лет. И этот расчет отнюдь не является преувеличением, он скорее недооценивает долю смертности среди молодняка; однако этого достаточно, чтобы подтвердить тот факт, что количество уничтоженного молодняка должно достигать у птиц очень высокого показателя по сравнению с количеством выживших [см. [Примечание 1](#)].

Если этот аргумент верен и в то же время плодовитость по физическим и другим причинам не может быть увеличена, из этого следует, что относительно долгая жизнь является единственным средством, с помощью которого можно обеспечить сохранение вида птиц. Следовательно, доказано, что большая продолжительность жизни является абсолютной необходимостью для птиц.

Я уже упоминал, что эти животные наиболее ясно демонстрируют, что физиологических соображений ни в коем случае недостаточно для объяснения продолжительности жизни. Хотя все жизненные процессы протекают с большей скоростью и температура крови у птиц выше, чем у млекопитающих, все же первые значительно превосходят последних по продолжительности жизни. Только у самых крупных млекопитающих — китов и слонов — продолжительность жизни равна или, возможно, больше, чем у самых долгоживущих птиц. Если мы сравним относительный вес этих животных, то млекопитающие повсюду окажутся в невыгодном положении. Даже такие крупные животные, как лошадь и медведь, достигают возраста не более пятидесяти лет; левживет около тридцати пяти лет, дикий кабан - двадцать пять, овца - пятнадцать, лиса - четырнадцать, заяц-десять, белка и мышь - шесть лет [см. [Примечание 2](#)]; но беркут, хотя он весит не более 9-12 фунтов и, таким образом, занимает промежуточное положение по весу между зайцем и лисой, тем не менее достигает возраста, который в десять раз больше. Объяснение этой разницы следует искать, во-первых, в гораздо большей плодовитости более мелких млекопитающих, таких как кролик или мышь, и, во-вторых, в гораздо более низкой смертности среди молодняка более крупных млекопитающих. Таким образом, минимальная продолжительность жизни, необходимая для поддержания вида, намного ниже, чем у птиц. Однако даже здесь мы еще не располагаем точными статистическими данными, указывающими на количество уничтоженного молодняка; но очевидно, что млекопитающие обладают перед птицами большим преимуществом в своем внутриутробном развитии. У млекопитающих уничтожение детенышей начинается только после рождения, в то время как у птиц оно начинается во время развития эмбриона. На самом деле это различие простирается еще дальше, поскольку многие млекопитающие защищают своих детенышей от врагов в течение длительного времени после рождения.

Нет необходимости вдаваться далее в детали этих случаев или рассматривать, соответствует ли этим принципам каждый класс животного царства и в какой степени. Таким образом, рассмотреть все или даже большинство классов животного царства было бы совершенно невозможно в настоящее время, потому что наши знания о продолжительности жизни животных очень неполны. Биологические проблемы долгое время вызывали меньший интерес, чем морфологические. В существующих учебниках по зоологии нет ничего или почти ничего о продолжительности жизни животных; и даже монографии, посвященные отдельным классам, таким как амфибии, рептилии или даже птицы, содержат очень мало по этому предмету. Когда мы переходим к низшим животным, знания по этому вопросу почти полностью отсутствуют. Мне не удалось найти ни единого упоминания о возрасте иглокожих и очень мало о возрасте червей, ракообразных и кишечнополостных [см. [Примечание 4](#)]. Продолжительность жизни многих видов моллюсков очень хорошо известна, поскольку возраст можно определить по отметинам на раковине [см. [Примечание 5](#)]. Но даже в этой группе, ни точное знание, например, будут доступны для нашей цели, по-прежнему желая отношении таких необходимое количество баллов, а степень плодородия, отношение к другим животным и многих других факторов.

Данные, наиболее точные во всех отношениях, обнаружены среди насекомых [см. [Примечание 3](#)], и на этот класс я ненадолго обращаю ваше особое внимание. Сначала мы рассмотрим продолжительность жизни личинок. Она варьируется очень сильно и в основном зависит от характера пищи и легкости или трудности, с которой ее можно добыть. Личинки пчел достигают стадии куколки через пять-шесть дней; но хорошо известно, что они питаются веществами высокой питательной ценности (мед и пыльца) и что им не требуется больших усилий для добывания пищи, которая грудками лежит вокруг них. Жизнь личинок у многих *хневмонид* ненамного длиннее, поскольку они паразитируют внутри других насекомых; таким образом, ткани и соки хозяина обеспечивают обилие доступной пищи. Опять же, личинки мясной мухи превращаются в куколок через восемь-десять дней, хотя они активно передвигаются, прокладывая себе путь под кожей и в тканях мертвых животных, на которых они живут. Жизнь листогрызущих гусениц бабочек и мотыльков длится шесть недель или дольше, что соответствует более низкой питательной ценности их пищи и большей затрате мышечной энергии на ее получение. Те гусеницы, которые живут на древесине, такие как *Cossus ligniperda*, имеют личиночный период от двух до трех лет, и то же самое верно для перепончатокрылых насекомых с аналогичными привычками, таких как *Sirex*.

Кроме того, хищным личинкам требуется длительный период для достижения своего полного размера, поскольку они могут добывать свою добычу только через редкие промежутки времени и затрачивая значительное количество энергии. Так, у стрекоз личиночная жизнь длится год, а у многих майских мух даже два-три года.

Все эти результаты могут быть легко поняты из хорошо известных физиологических принципов, и они указывают на то, что продолжительность жизни личинок очень эластична и может быть увеличена по мере того, как того требуют обстоятельства; ибо в противном случае плотоядные и поедающие древесину личинки не смогли бы выжить при филетическом развитии насекомых. Было бы большой ошибкой предполагать, что существует какая-либо обратная связь между продолжительностью жизни личинки и взрослого насекомого, или имаго; или, иными словами, предполагать, что общая продолжительность жизни одинакова у насекомых одинакового размера и активности, так что время, проведенное в личиночном состоянии, как бы вычитается из жизни имаго, и *наоборот*. О том, что этого не может быть, свидетельствует уже упоминавшийся факт, что у пчел и муравьев личиночная жизнь самцов и самок имеет одинаковую продолжительность, в то время как продолжительность их жизни как имаго различается на несколько лет.

Жизнь имаго обычно очень коротка и заканчивается не только с завершением периода размножения, как упоминалось выше, но и сам этот последний период чрезвычайно короток [См. [Примечание 3](#)].

Личинка петуха пожирает корни растений в течение четырех лет, но взрослое насекомое с его более сложным строением выживает сравнительно короткое время; ибо сам жук умирает примерно через месяц после завершения своей метаморфозы. И это ни в коем случае не крайний случай. У большинства бабочек жизнь еще короче, и среди мотыльков есть много видов (как у *Psychidae*), которые живут всего несколько дней, в то время как другие, которые размножаются партеногенетическим методом, живут всего двадцать четыре часа. Самая короткая жизнь наблюдается у имаго некоторых майских мух, которые живут всего четыре-пять часов. Они выходят из куколки ближе к вечеру, и как только их крылья затвердевают, они

начинают летать и спариваться друг с другом. Затем они парят над водой; их яйца выталкиваются все сразу, и смерть наступает почти сразу.

Короткая жизнь имаго у насекомых легко объясняется изложенными выше принципами. Насекомые принадлежат к числу тех животных, которые даже в своем зрелом состоянии очень подвержены уничтожению другими, зависящими от них в качестве пищи; но в то же время они относятся к числу наиболее плодовитых животных и часто производят поразительное количество яиц за очень короткое время. И нельзя представить лучшего средства для поддержания вида в таких условиях, чем то, которое обеспечивается сокращением продолжительности жизни и одновременным увеличением скорости размножения.

Эта общая тенденция развивается в очень разной степени в зависимости от условий, характерных для каждого вида. Сокращение периода размножения и продолжительности жизни в максимально возможной степени зависит от ряда сопутствующих обстоятельств, которые невозможно полностью перечислить. Даже способ, которым откладываются яйца, может иметь важное значение. Если бы личинка майской мухи жила на каком-нибудь редком и широко распространенном пищевом растении, а не на дне ручьев, имаго были бы вынуждены жить дольше, поскольку они были бы вынуждены — подобно многим мотылькам и бабочкам — откладывать яйца поодиночке или небольшими группами на большой площади. Это потребовало бы и времени, и силы, и они не смогли бы сохранить рудиментарный рот, которым обладают сейчас, поскольку им пришлось бы питаться, чтобы приобрести достаточную силу для длительных полетов; и — были ли они плотоядными, как стрекозы, или питались медом, как бабочки, — их питание само по себе вызвало бы дальнейшую трату как времени, так и сил, что потребовало бы еще большего увеличения продолжительности жизни. И на самом деле мы обнаруживаем, что стрекозы и быстролетные бражники часто живут шесть-восемь недель, а иногда и дольше.

Мы должны также помнить, что у многих видов яйца созревают не сразу после завершения стадии куколки, а лишь постепенно, в течение жизни имаго, и часто, как у многих жуков и бабочек, созревают не одновременно, а только в определенном количестве за раз. Это зависит, во-первых, от количества резервной пищи, накопленной в теле насекомого в течение личиночной жизни; во-вторых, от различных, но совершенно отличающихся обстоятельств, таких как способность к полету. Насекомые, которые летают быстро и постоянно находятся в полете, такие как бражники и стрекозы, не могут быть обременены очень большим количеством созревших яиц. В этих случаях становится необходимым постепенное созревание яйцеклеток, что влечет за собой увеличение продолжительности жизни. У чешуекрылых мы видим, как сила полета уменьшается шаг за шагом, как только позволяют другие обстоятельства, и одновременно как яйца созревают все быстрее и быстрее, в то время как продолжительность жизни становится короче, пока не достигается минимум. Здесь можно упомянуть только две стадии процесса трансформации.

Самых сильных летунов - бражников и бабочек — следует рассматривать как наиболее специализированные и высшие виды среди чешуекрылых. Они обладают не только органами для полета в их наиболее совершенной форме, но и органами для питания — характерным спиральным хоботком или "языком".

Есть определенные виды бабочек (среди бомбиц), у которых самцы летают так же хорошо, как и бражницы, в то время как самки не могут использовать свои большие крылья для полета, потому

что тело слишком утяжелено массой яиц, все из которых достигают зрелости в одно и то же время. Такие виды, как, например, *Aglia tau*, не способны распределять свои яйца по большой площади, но вынуждены откладывать их все в одном месте. Однако они могут делать это без вреда для вида, потому что их гусеницы обитают на лесных деревьях, которые обеспечивают обильной пищей большее количество личинок, чем может быть произведено яйцами одной самки. Яйца *Aglia tau* откладываются сразу после спаривания, и вскоре после этого насекомое умирает у подножия дерева, среди покрытых мхом корней которого оно перезимовало в состоянии куколки. Самка мотылька редко живет более трех-четырёх дней; но самцы, которые быстро летают по лесам в поисках менее многочисленной самки, живут гораздо дольше, определено от восьми до четырнадцати дней^[2].

Самки *Psychidae* также откладывают все свои яйца в одном месте. Травы и лишайники, на которых живут их гусеницы, растут совсем рядом, на поверхности земли и камней, и поэтому самка мотылька не покидает землю и обычно даже не покидает куколку, в которой она откладывает яйца; как только эта обязанность выполнена, она умирает. По отношению к этим привычкам крылья и рот самки находятся в зачаточном состоянии, в то время как самец обладает прекрасно развитыми крыльями.

Причины, определяющие продолжительность жизни в этих случаях, достаточно очевидны, но еще более поразительные примеры можно найти среди насекомых, живущих колониями.

Продолжительность жизни у пчел, ос, муравьев и термитов зависит от пола: самки живут долго, самцы - коротко; и не может быть сомнений, что объяснение этого факта следует искать в адаптации к внешним условиям жизни.

Пчелиная матка - единственная совершенная самка в улье — живет два-три года, а часто и до пяти лет, в то время как пчелы-самцы или трутни живут всего четыре-пять месяцев. Сэру Джону Лаббоку удалось сохранить самок и рабочих муравьев живыми в течение семи лет — отличный возраст для насекомых^[3], — в то время как самцы прожили всего несколько недель.

Эти последние примеры становятся легко понятными, если вспомнить, что самцы не собирают пищу и не помогают строить улей. Их ценность для колонии прекращается с брачным полетом, и с точки зрения полезности легко понять, почему их жизнь должна быть такой короткой [См. [Примечание 7](#) и [Примечание 9](#)]. Но с самкой дело обстоит совсем иначе. Максимально длительный период размножения, сопровождающийся очень высокой фертильностью, как правило, благоприятен для сохранения вида. Однако это не может быть достигнуто у большинства насекомых, поскольку способность к долгой жизни была бы вредной, если бы все особи стали добычей своих врагов до того, как они завершили полный жизненный период. Здесь дело обстоит иначе: когда пчелиная матка возвращается из своего брачного полета, она остается в улье до самой своей смерти и никогда его не покидает. Там она почти полностью защищена от врагов и опасностей всех видов; тысячи рабочих, вооруженных жалами, защищают, кормят и согревают ее; короче говоря, есть все шансы на то, что она проживет полный период нормальной продолжительности жизни. И совершенно аналогично обстоит дело с самкой муравья. Ни у одного из этих насекомых нет никаких причин, по которым следует отказываться от преимуществ, вытекающих из удлиненного периода репродуктивной активности [См. [Примечание 6](#)].

На то, что в таких случаях действительно имело место увеличение продолжительности жизни, по-видимому, указывает тот факт, что оба пола пилильщиков — вероятных предков пчел и муравьев — живут очень недолго. С другой стороны, майские мухи представляют собой несомненный пример сокращения жизни. Только у определенных видов жизнь так коротка, как я указал выше; у большинства она длится один или более дней. Крайние случаи, когда срок службы составляет всего несколько часов, образуют конец линии развития, стремящейся к сокращению срока службы. Об этом свидетельствует тот факт, что одна из этих майских мух (*Palingenia*) даже не покидает своей куколочной оболочки, а размножается на так называемой стадии субимаго.

Следовательно, очевидно, что продолжительность жизни чрезвычайно изменчива и зависит не только от физиологических соображений, но и от внешних условий жизни. С каждым изменением в структуре вида и с приобретением новых привычек продолжительность его жизни может и в большинстве случаев должна изменяться.

Отвечая на вопрос о средствах, с помощью которых достигается удлинение или укорачивание жизни, мы в первую очередь должны обратиться к процессу естественного отбора. Продолжительность жизни, как и любая другая характеристика организма, подвержена индивидуальным колебаниям. Из нашего опыта общения с человеческим видом мы знаем, что долгая жизнь передается по наследству. Как только долгоживущие особи вида получают некоторое преимущество в борьбе за существование, они постепенно становятся доминирующими, а те, у кого самая короткая жизнь, будут истреблены.

Пока все довольно просто; но до сих пор мы рассматривали только внешний механизм, и теперь мы должны продолжить исследование сопутствующих внутренних средств, с помощью которых становятся возможными такие процессы.

Это ставит нас лицом к лицу с одной из самых сложных проблем во всем спектре физиологии — вопросом о происхождении смерти. Как только мы полностью поймем обстоятельства, от которых зависит нормальная смерть в целом, мы сможем провести дальнейшее исследование относительно обстоятельств, влияющих на ее более раннее или позднее наступление, а также любых функциональных изменений в организме, которые могут привести к такому результату.

Изменения в организме, которые приводят к нормальной смерти, — так называемый старческий маразм, — были наиболее точно изучены среди мужчин. Мы знаем, что с возрастом в тканях происходят определенные изменения, из-за которых снижается их функциональная активность; что эти изменения постепенно усиливаются и, в конце концов, либо приводят к прямой, или так называемой нормальной смерти, либо вызывают косвенную смерть, делая организм неспособным сопротивляться повреждениям, вызванным внешними воздействиями. Эти старческие изменения были так хорошо описаны со времен Бурдаха и Биша до Куссмауля и так хорошо известны, что мне нет необходимости вдаваться здесь в дальнейшие подробности.

Отвечая на вопрос о причинах, вызывающих эти изменения в тканях, я могу только предположить, что клетки, образующие жизненно важные компоненты тканей, изнашиваются в результате длительного использования и активности. Вполне возможно, что клетки могут изнашиваться таким образом двумя способами: либо клетки ткани остаются неизменными на протяжении всей жизни, либо они постоянно заменяются более молодыми поколениями клеток, которые, в свою очередь, сами выбрасываются.

При нынешнем уровне наших знаний первая альтернатива вряд ли может быть поддержана. Миллионы кровяных телец постоянно умирают и заменяются новыми. Как на внутренней, так и на внешней поверхности тела непрерывно удаляются бесчисленные эпителиальные клетки, в то время как на их месте возникают новые; деятельность многих и, вероятно, всех желез сопровождается изменением их клеток, поскольку их выделения состоят частично из отделившихся, а частично из растворенных клеток; утверждается, что даже клетки костей, соединительной ткани и мышц претерпевают те же изменения, и остается только нервная ткань, в которой сомнительно, происходит ли такое обновление клеток. И все же даже в отношении этой ткани известны определенные факты, указывающие на нормальное, хотя, вероятно, и медленное обновление гистологических элементов. Я полагаю, что можно обоснованно отстаивать утверждение — фактически, оно уже нашло сторонников, — что жизненные процессы высших (то есть многоклеточных) животных сопровождаются обновлением морфологических элементов в большинстве тканей.

Это утверждение заставляет нас искать причину смерти не в растрате отдельных клеток, а в ограничении их способности к размножению. Смерть наступает потому, что изношенная ткань не может вечно обновляться, и потому, что способность к увеличению посредством клеточного деления не вечна, а конечна [См. [Примечание 8](#)]. Это, однако, не означает, что непосредственная причина смерти кроется в несовершенном обновлении клеток, поскольку смерть во всех случаях наступила бы задолго до того, как репродуктивная способность клеток была бы полностью исчерпана. Функциональные нарушения появятся, как только скорость обновления изношенных клеток станет медленной и недостаточной.

Но не следует забывать, что смерти не всегда предшествует старческий маразм или период преклонного возраста. Например, у многих низших животных смерть следует непосредственно за самым важным действием организма, а именно. размножение. Многие чешуекрылые, все майские мухи и многие другие насекомые умирают от истощения сразу после откладывания яиц. Известно, что мужчины умирают от потрясения, вызванного сильной страстью. Говорят, что Сулла умер в результате гнева, в то время как Лев Х поддался избытку радости. Здесь психический шок вызвал слишком сильное возбуждение нервной системы. Точно так же интенсивное усилие может вызвать аналогичное смертельное возбуждение у вышеупомянутых насекомых. Во всяком случае, несомненно, что, когда по какой-либо причине это усилие не предпринимается, насекомое живет несколько дольше.

Ясно, что о таких животных, как насекомые, мы можем говорить только в переносном смысле о нормальной смерти, если подразумеваем под этим конец, который не является результатом несчастного случая. У этих животных случайный конец является правилом и поэтому, строго говоря, нормален [См. [Примечание 9](#)].

Предполагая истинность вышеупомянутой гипотезы относительно причин нормальной смерти, следует, что число клеточных поколений, которые могут произойти из яйцеклетки, фиксировано для каждого вида, по крайней мере в определенных пределах; и это число клеточных поколений, если оно достигнуто, соответствует максимальной продолжительности жизни особей соответствующего вида. Сокращение продолжительности жизни у любого вида должно зависеть от уменьшения числа последовательных клеточных поколений, в то время как, наоборот, удлинение жизни зависит от увеличения числа клеточных поколений по сравнению с теми, которые были возможны ранее.

Такие изменения действительно происходят в растениях. Когда однолетнее растение становится многолетним, изменение — во всех возможных смыслах — может произойти только за счет образования новых побегов, то есть за счет увеличения числа поколений клеток. У животных этот процесс не столь очевиден, потому что у них образование молодых клеток не приводит к образованию новых и видимых частей, поскольку новый материал просто откладывается на месте того, который износился и исчезает. С другой стороны, у растений старый материал сохраняется, его клетки одревесневают, и он застраивается новыми клетками, которые берут на себя жизненные функции.

Безусловно, верно, что вопрос о необходимости смерти вообще с этой точки зрения кажется не намного яснее, чем с чисто физиологической. Это происходит потому, что мы не знаем, почему клетка должна делиться 10 000 или 100 000 раз, а затем внезапно остановиться. Следует признать, что мы не видим причин, по которым способность к размножению клеток не должна быть неограниченной и почему организм, следовательно, не должен быть наделен вечной жизнью. Точно так же, с физиологической точки зрения, мы могли бы признать, что не видим причин, по которым функции организма когда-либо должны прекратиться.

Только с точки зрения полезности мы можем понять необходимость смерти. Те же аргументы, которые использовались для объяснения необходимости как можно более короткой жизни, будут, с небольшими изменениями, служить для объяснения общей необходимости смерти^[4].

Давайте представим, что одно из высших животных стало бессмертным; тогда становится совершенно очевидным, что оно перестало бы представлять ценность для вида, к которому оно принадлежало. Предположим, что такой бессмертный индивид мог бы избежать всех фатальных случайностей в течение бесконечного времени, — предположение, которое, конечно, едва ли мыслимо. Тем не менее, индивид не смог бы время от времени избежать легких травм той или иной части своего тела. Поврежденные части тела не могли восстановить свою прежнюю целостность, и, таким образом, чем дольше жил индивид, тем более ущербным и искалеченным он становился и тем менее совершенно выполнял предназначение своего вида. Индивиды страдают от действия внешних сил, и только по этой причине необходимо, чтобы новые и совершенные индивиды постоянно возникали и занимали их место, и эта необходимость сохранялась бы, даже если бы индивиды обладали способностью жить вечно.

Из этого следует, с одной стороны, необходимость размножения, а с другой - полезность смерти. Изношенные особи не только не представляют ценности для вида, но даже вредны, поскольку занимают место здоровых. Следовательно, в результате действия естественного отбора жизнь нашего гипотетически бессмертного индивидуума была бы сокращена на величину, которая была бы бесполезна для вида. Оно было бы сокращено до такой продолжительности, которая обеспечила бы наиболее благоприятные условия для существования одновременно как можно большего числа энергичных особей.

Если с помощью этих соображений будет доказано, что смерть является благоприятным событием, из этого никоим образом не следует, что ее следует объяснять исключительно по соображениям полезности. Смерть также может зависеть от причин, лежащих в природе самой жизни. Плавающий лед по воде кажется нам полезным устройством, хотя тот факт, что он действительно плавает, зависит от его молекулярной структуры, а не от того факта, что это приносит нам какую-либо пользу. Подобным же образом необходимость смерти до сих пор

объяснялась причинами, присущими органической природе, а не тем фактом, что это может быть выгодно.

Однако я не верю в обоснованность этого объяснения; я считаю, что смерть не является первичной необходимостью, а была приобретена вторично, как адаптация. Я верю, что жизнь имеет фиксированную продолжительность не потому, что ее неограниченность противоречит природе, а потому, что неограниченное существование индивидов было бы роскошью без каких-либо соответствующих преимуществ. Вышеупомянутая гипотеза о происхождении и необходимости смерти приводит меня к мысли, что организм окончательно перестал обновлять изношенный клеточный материал не потому, что природа клеток не позволяла им размножаться бесконечно, а потому, что способность к бесконечному размножению была утрачена, когда она перестала быть полезной.

Я считаю, что эта точка зрения, если и не доказана в точности, то, во всяком случае, может быть признана чрезвычайно вероятной.

Бесполезно возражать, что человек (или любое из высших животных) умирает по физической необходимости своей природы, точно так же, как удельный вес льда обусловлен его физической природой. Я вполне готов признать, что это так. Джон Хантер, опираясь на свои эксперименты по *анабиозу*, надеялся продлить жизнь человека на неопределенный срок путем попеременного замораживания и оттаивания; и веронский полковник Алесс. Гуагуино заставил своих современников поверить, что в России существовала раса людей, представители которой регулярно умирали каждый год 27 ноября и возвращались к жизни 24 апреля следующего года. Однако не может быть ни малейшего сомнения в том, что высшие организмы, как они устроены в настоящее время, содержат в себе зародыши смерти. Возникает, однако, вопрос о том, как это произошло; и я отвечаю, что смерть следует рассматривать как благоприятное для вида событие, как уступку внешним условиям жизни, а не как абсолютную необходимость, по существу присущую самой жизни.

Смерть, то есть окончание жизни, ни в коем случае не является, как обычно предполагается, атрибутом всех организмов. Огромное количество низших организмов не погибает, хотя они легко разрушаются, будучи убитыми высокой температурой, ядами и т. Д. Однако до тех пор, пока выполняются те условия, которые необходимы для их жизни, они продолжают жить и, таким образом, несут в себе потенциал бесконечной жизни. Я говорю не только об амебах и низших одноклеточных водорослях, но и о гораздо более высокоорганизованных одноклеточных животных, таких как инфузии.

Процесс деления амобы в последнее время много обсуждался, и я хорошо знаю, что обычно считается, что жизнь особи заканчивается с делением, которое дает начало двум новым особям, как если бы смерть и размножение были одним и тем же. Но этот процесс нельзя по-настоящему назвать смертью. Где находится мертвое тело? что именно умирает? Ничто не умирает; тело животного всего лишь делится на две похожие части, обладающие одинаковым строением. Каждая из этих частей в точности похожа на свою родительницу, живет таким же образом и, наконец, тоже делится на две половины. Что касается этих организмов, то о смерти можно говорить только в самом переносном смысле.

Нет никаких оснований для предположения, что две половинки амобы внутренне устроены по-разному, так что через некоторое время одна из них умрет, в то время как другая продолжит

жить. Такая идея опровергается недавно обнаруженным фактом. *Уэвглифов* (одна из фораминифер) и у других низших животных той же группы было замечено, что, когда деление почти завершено и две половины соединены только короткой нитью, протоплазма обеих частей начинает циркулировать и в течение некоторого времени проходит взад-вперед между двумя половинами. Таким образом, перед окончательным разделением происходит полное смешение всей субстанции животного и, как следствие, идентичность строения каждой половины [См. [Примечание 10](#)].

Возможно, можно было бы выдвинуть возражение, что, если родительское животное точно не умирает, оно, тем не менее, исчезает как особь. Однако я не могу оставить это без внимания, если не будет также утверждено, что современный мужчина уже не является той же личностью, что и мальчик двадцатилетней давности. В процессе роста человека ни структура, ни компоненты структуры не остаются точно такими же; материал постоянно меняется. Если мы сможем представить себе амебу, наделенную самосознанием, она могла бы подумать перед делением: "Я рожу дочь", и я не сомневаюсь, что каждая половинка рассматривала бы другую как дочь и считала бы себя первоначальным родителем. Однако мы не можем апеллировать к этому критерию личности у амебы, но, тем не менее, существует критерий, который, как мне кажется, решает вопрос: я имею в виду непрерывность жизни в одной и той же форме.

Теперь, если многочисленные организмы, наделенные потенциалом бесконечной жизни, реально существуют, возникает вопрос о том, можно ли понять этот факт с точки зрения полезности. Если было показано, что смерть является необходимой адаптацией для высших организмов, почему бы ей не быть такой и для низших? Разве они не истреблены врагами? разве они часто не несовершенны? не изнашиваются ли они от соприкосновения с внешним миром? Хотя они, несомненно, разрушаются другими животными, нет ничего сравнимого с тем разрушением тела, которое имеет место у высших организмов. Одноклеточные животные устроены слишком просто, чтобы это было возможно. Если инфузория получает травму из-за потери какой-либо части своего тела, она часто может восстановить свою прежнюю целостность, но если травма слишком серьезна, она погибает. Альтернативой всегда является совершенная целостность или полное разрушение.

Теперь мы можем оставить эту часть предмета, поскольку очевидно, что нормальная смерть, то есть смерть, возникающая по внутренним причинам, невозможна среди этих низших организмов. Во всяком случае, у тех видов, у которых деление сопровождается циркуляцией протоплазмы родительского организма, две половины должны обладать одинаковыми качествами. Поскольку одна из них наделена потенциалом бесконечной жизни и должна быть наделена им, если вид хочет сохраниться, ясно, что другая точно такая же половина должна быть наделена равным потенциалом.

Давайте теперь рассмотрим, как случилось, что многоклеточные животные и растения, возникшие из одноклеточных форм жизни, навсегда утратили эту способность жить.

Ответ на этот вопрос тесно связан с принципом разделения труда, который возник среди многоклеточных организмов на очень ранней стадии и который постепенно привел к созданию все более и более сложной структуры.

Первый многоклеточный организм, вероятно, представлял собой скопление похожих клеток, но вскоре эти единицы утратили свою первоначальную однородность. В результате простого

взаимного расположения некоторые клетки были специально приспособлены для обеспечения питания колонии, в то время как другие выполняли работу по размножению. Следовательно, единая группа была бы разделена на две группы клеток, которые можно было бы назвать соматическими и репродуктивными — клетки организма в противоположность тем, которые связаны с размножением. Поначалу эта дифференциация не была абсолютной, да и сегодня она не всегда такова. У низших многоклеточных, таких как полипы, способность к размножению в соматических клетках все еще сохраняется в такой степени, что небольшое их количество способно дать начало новому организму — фактически, новые особи обычно образуются с помощью так называемых почек. Кроме того, хорошо известно, что многие высшие животные сохранили значительную способность к регенерации; саламандра может заменить свой потерянный хвост или лапу, а улитка может воспроизвести свои рожки, глаза и т.д.

По мере того как усложнялось тело многоклеточного, две группы клеток становились все более резко отделенными друг от друга. Очень скоро соматические клетки превзошли по количеству репродуктивные, и в ходе этого увеличения они все больше и больше распадались по принципу разделения труда на резко разделенные системы тканей. По мере того, как происходили эти изменения, способность к воспроизводству больших частей организма была утрачена, в то время как способность к воспроизводству всей особи стала сосредоточена только в репродуктивных клетках.

Но из этого не следует, что соматические клетки были вынуждены утратить способность к неограниченному производству клеток, хотя в соответствии с законом наследственности они могли давать начало только клеткам, которые походили на них самих и принадлежали к той же дифференцированной гистологической системе. Но поскольку факт нормальной смерти, по-видимому, учит нас, что они утратили даже эту способность, причины потери следует искать вне организма, то есть во внешних условиях жизни; и мы уже видели, что смерть можно очень хорошо объяснить как вторично приобретенную адаптацию. Репродуктивные клетки не могут утратить способность к неограниченному размножению, иначе вид, к которому они принадлежат, подвергся бы вымиранию. Но соматические клетки утратили эту способность в постепенно возрастающей степени, так что в конце концов они стали ограничены фиксированным, хотя, возможно, и очень большим числом клеточных поколений. Это ограничение, которое подразумевает постоянный приток новых индивидуумов, было объяснено выше как результат невозможности полностью защитить индивидуума от несчастных случаев и от ухудшения, которое следует за ними. Нормальная смерть не могла произойти среди одноклеточных организмов, потому что индивид и репродуктивная клетка - это одно и то же; с другой стороны, нормальная смерть возможна и, как мы видим, уже наступила среди многоклеточных организмов, у которых соматические и репродуктивные клетки различны.

Я попытался объяснить смерть как результат ограничения способности к размножению, которой обладают соматические клетки, и я предположил, что такое ограничение может предположительно вытекать из ограничения числа клеточных поколений, возможных для клеток каждого органа и ткани. Я не в состоянии указать молекулярные и химические свойства клетки, от которых зависит продолжительность ее способности к размножению: спрашивать об этом — значит требовать объяснения природы наследственности - проблемы, решение которой, возможно, еще займет многие поколения ученых. В настоящее время мы едва ли можем рискнуть предложить какое-либо объяснение действительной природы наследственности.

Но необходимо ответить на вопрос, зависит ли вид и степень репродуктивной способности от природы самой клетки или каким-либо образом зависит от качества ее питания.

Вирхов в своей 'Клеточной патологии' отметил, что клетки не только получают питание, но и активно снабжают себя пищей. Следовательно, если внутреннее состояние клетки определяет, должна ли она принимать или отвергать предлагаемую пищу, становится возможным, что все клетки могут обладать способностью отказываться от поглощения пищи и, следовательно, прекращать дальнейшее деление.

Современная эмбриология предоставляет нам множество доказательств в виде сегментации яйцеклетки и последующих изменений в развитии, что причины различных форм репродуктивной активности, наблюдаемых в клетках, лежат в сущностной природе самих клеток. Почему сегментация одной половины некоторых яйцеклеток происходит в два раза быстрее, чем другой половины? почему клетки эктодермы делятся намного быстрее, чем клетки энтодермы? Почему не только скорость, но и количество производимых клеток (насколько мы можем за ними следить) всегда остаются неизменными? Почему размножение клеток в каждой части бластодермы происходит с точным количеством энергии и скоростью, необходимыми для образования различных возвышенностей, складок, инвагинаций и т.д., в которых берут начало различные органы и ткани и из которых, в конечном итоге, возникает сам организм? Не может быть никаких сомнений в том, что причины всех этих явлений лежат внутри самих клеток; что в яйцеклетке и клетках, которые непосредственно происходят от нее, существует тенденция к определенному (я бы даже сказал, специфическому) способу и энергии клеточного размножения. И почему мы должны рассматривать эту унаследованную тенденцию как ограниченную формированием эмбриона? почему бы ей не существовать также у молодого, а затем и у зрелого животного? Феномены наследственности, проявляющиеся даже в пожилом возрасте, дают нам доказательства того, что тенденция к определенному способу размножения клеток продолжает регулировать рост организма в течение всей его жизни.

Вышеупомянутые соображения показывают нам, что степень репродуктивной активности, присутствующей в тканях, регулируется внутренними причинами, в то время как естественная смерть организма является прекращением - наследственным ограничением — процесса клеточного деления, начавшегося при сегментации яйцеклетки.

Позвольте мне предложить еще одно соображение, которое можно сравнить с первым. Организм ограничен не только во времени, но и в пространстве: он не только живет ограниченный период, но и может достигать только ограниченных размеров. Многие животные достигают своего полного размера задолго до своего естественного конца: и хотя говорят, что многие рыбы, рептилии и низшие животные растут в течение всей своей жизни, мы не подразумеваем под этим, что они обладают способностью к неограниченному росту в большей степени, чем способностью к неограниченной жизни. Повсюду существует максимальный размер, который, насколько показывает наш опыт, никогда не превзойден. Комар никогда не достигает размера слона, а слон - кита.

От чего это зависит? Есть ли какие-либо внешние препятствия для роста? Или ограничение полностью навязано изнутри?

Возможно, вы сможете ответить, что существует установленная связь между увеличением поверхности и массы, и нельзя отрицать, что эти отношения в значительной степени

определяют размер тела. Жук никогда не смог бы достичь размеров слона, потому что, как бы он ни был устроен, он был бы неспособен к существованию, если бы достиг таких размеров. Но, тем не менее, соотношение между поверхностью и массой не является единственной причиной, по которой любая данная особь не превышает средний размер своего вида. Каждая особь не стремится вырасти до максимально возможного размера до тех пор, пока поглощение из ее пищеварительной системы не станет недостаточным для ее массы; но она перестает расти, потому что ее клетки не могут получать достаточного питания из-за ее увеличенного размера. Гиганты, которые время от времени появляются в человеческом роде, доказывают, что план, по которому устроен человек, также может быть осуществлен в масштабе, намного превышающем обычный. Если бы размер тела в основном зависел от количества пищи, то было бы возможно создавать гигантов и карликов по своему желанию. Но мы знаем, напротив, что размер тела в очень значительной степени передается по наследству в семьях; фактически, настолько, что размер индивидуума зависит главным образом от наследственности, а не от количества пищи.

Эти наблюдения указывают на вывод о том, что размер особи в действительности предопределен и что он потенциально содержится в яйцеклетке, из которой развивается особь.

Мы знаем далее, что рост индивидуума зависит главным образом от размножения клеток и лишь в незначительной степени от роста отдельных клеток. Следовательно, ясно, что ограничение роста налагается ограничением процессов, посредством которых увеличивается количество клеток, как в отношении количества производимых клеток, так и скорости, с которой они образуются. Как иначе мы могли бы объяснить тот факт, что животное перестает расти задолго до того, как достигнет физиологически достижимого максимума для своего вида, не испытывая при этом никакой потери жизненной энергии?

По крайней мере, во многих случаях, самая важная обязанность организма, а именно: размножение следует после достижения полного размера — факт, который побудил Йоханнеса Мюллера отвергнуть преобладающую гипотезу, объясняющую гибель животных 'влияниями неорганической среды, которые постепенно истощают жизнь особи'. Он утверждал, что, если бы это было так, "органическая энергия индивидуума неуклонно снижалась бы с самого начала", в то время как факты указывают на то, что это не так^[5].

Если далее будет задан вопрос, почему яйцеклетка должна давать начало определенному числу клеточных поколений, хотя, возможно, это число широко варьируется в определенных пределах, мы можем теперь сослаться на действие естественного отбора на отношение поверхности к массе и на другие физиологические потребности, которые свойственны данному виду. Поскольку определенный размер является наиболее благоприятным для определенного плана организации, процесс естественного отбора определил, что такой размер должен находиться в определенных переменных пределах, характерных для каждого вида. Затем этот размер передается из поколения в поколение, поскольку, когда он однажды устанавливается как нормальный для данного вида, наиболее благоприятный размер потенциально присутствует в репродуктивной клетке, из которой развивается каждая особь.

Если этот вывод верен, и я полагаю, что против него не может быть выдвинуто никаких существенных возражений, то мы имеем дело с ограничением в пространстве, которое в точности аналогично ограничению во времени, которое мы уже рассматривали. Последнее ограничение — продолжительность жизни — также зависит от размножения клеток, быстрое увеличение которых сначала привело к появлению характерной формы зрелого организма, а

затем продолжалось более медленными темпами. У зрелого животного размножение клеток все еще продолжается, но оно уже не превышает потерь; в течение некоторого времени оно просто компенсирует потери, а затем начинает снижаться. Потери не компенсируются, ткани выполняют свои функции неполностью, и, таким образом, путь для смерти подготовлен до ее окончательного появления в одном из трех больших *предсердий mortis*.

Я признаю, что фактов, на которых можно было бы основать эту гипотезу, все еще не хватает. Это чистое предположение, что старческие изменения вызваны недостаточным размножением клеток: в то же время это предположение приобретает большую вероятность, когда мы получаем возможность свести ограничения организма как во времени, так и в пространстве к одному и тому же принципу. Однако ни при каких обстоятельствах нельзя утверждать, что это чистое предположение о том, что яйцеклетка обладает способностью к клеточному размножению, которая ограничена как производимым количеством, так и скоростью производства. Тот факт, что каждый вид сохраняет средний размер, является достаточным доказательством правильности этого вывода.

До сих пор я говорил только о животных и почти не упоминал растения. Я бы вообще не смог их рассматривать, если бы не случилось так, что недавно появилась работа Гильдебранда [см. [Примечание 12](#)], которая впервые предоставила нам точные наблюдения за продолжительностью жизни растений.

Основные результаты, полученные этим автором, очень хорошо согласуются с точкой зрения, которую я изложил вам сегодня. Гильдебранд показывает, что продолжительность жизни растений также ни в коем случае не является полностью фиксированной и что она может быть очень значительно изменена под влиянием внешних условий жизни. Он показывает, что со временем и при изменившихся условиях жизни однолетнее растение может стать многолетним, или *наоборот*. Однако внешние факторы, влияющие на продолжительность жизни, здесь существенно отличаются, как мы и ожидаем, если вспомнить о совершенно разных условиях существования животного и растительного царств. В течение жизни животных уничтожение зрелых особей играет наиболее важную роль, но существование зрелого растения довольно надежно обеспечено; их основной период уничтожения приходится на молодость, и этот факт оказывает прямое влияние на степень плодовитости, но не на продолжительность жизни. Климатические соображения, особенно периодическая смена лета и зимы, или сезонов дождей и засухи, здесь имеют большее значение.

Таким образом, следует признать, что зависимость продолжительности жизни от внешних условий существования одинаково характерна как для растений, так и для животных. В обоих царствах высшие многоклеточные формы с хорошо дифференцированными органами содержат зародыши смерти, в то время как низшие одноклеточные организмы потенциально бессмертны. Более того, все высшие формы обладают неумирающей последовательностью репродуктивных клеток, хотя это может быть лишь слабым утешением для сознательного индивидуума, который погибает. Поэтому Йоханнес Мюллер прав, когда в предложении, процитированном в начале моей лекции, он говорит о "видимости бессмертия", которая переходит от каждого индивидуума к тому, что следует за ним. То, что остается сверх, то, что сохраняется, — это не сам индивид, не сложная совокупность клеток, сознающих себя, но индивидуальность, находящаяся вне своего сознания и низкого порядка, — индивидуальность, состоящая из одной клетки, которая

возникает из сознающего себя индивида. На этом я мог бы закончить, но сначала я хотел бы в нескольких словах защититься от возможного недопонимания.

Я неоднократно говорил о бессмертии, во-первых, одноклеточного организма, а во-вторых, репродуктивной клетки. Этим словом я просто намеревался обозначить продолжительность времени, которая нашим человеческим способностям кажется бесконечной. У меня нет желания углубляться в вопрос о космическом или теллурическом происхождении жизни на Земле. Ответ на этот вопрос сразу же решит, является ли способность к размножению, которой обладают эти клетки, в действительности вечной или только чрезвычайно продолжительной, ибо то, что не имеет начала, не имеет и должно быть без конца.

Предположение о космическом происхождении жизни может помочь нам только в том случае, если с его помощью мы сможем полностью отказаться от какой-либо теории самопроизвольного зарождения. Простое перенесение происхождения жизни в какой-то другой далекий мир никоим образом не может нам помочь. Подлинно космическое происхождение в его широчайшем значении жестко ограничит нас утверждением —*все живое* — идеей о том, что жизнь может возникнуть только из жизни и всегда так возникала, — выводом о том, что органические существа вечны, как сама материя.

Опыт не может помочь нам решить этот вопрос; мы не знаем, было ли самопроизвольное зарождение началом жизни на земле, и у нас нет никаких прямых доказательств в пользу идеи о том, что процесс развития живого мира несет в себе цель, или в пользу обратной идеи о том, что цель может быть достигнута только с помощью какой-либо внешней силы.

Я признаю, что самопроизвольное зарождение, несмотря на все тщетные попытки продемонстрировать это, остается для меня логической необходимостью. Мы не можем рассматривать органическую и неорганическую материю как независимые друг от друга и вечные, поскольку органическая материя постоянно переходит без остатка в неорганическую. Если только вечное и неразрушимое не имеет начала, то у не-вечного и разрушаемого должно было быть начало. Но органический мир, безусловно, не вечен и не поддается разрушению в том абсолютном смысле, в котором мы применяем эти термины к самой материи. Мы действительно можем убить всех органических существ и, таким образом, превратить их в неорганические по своему желанию. Но эти изменения не совпадают с теми, которые мы вызываем в куске мела, поливая его серной кислотой; при такой легкости мы меняем только форму, а неорганическая материя остается. Но когда мы поливаем червя серной кислотой или сжигаем дуб, эти организмы не превращаются в какое-то другое животное или дерево, но они полностью исчезают как организованные существа и распадаются на неорганические элементы. Но то, что может быть полностью преобразовано в неорганическую материю, должно было также возникнуть из нее и обязано ей своим окончательным основанием. Органическое можно было бы считать вечным, если бы мы могли уничтожить только его форму, но не его природу.

Отсюда следует, что органический мир должен был когда-то возникнуть и, более того, в какой-то момент ему придет конец. Следовательно, мы должны говорить о вечной продолжительности существования одноклеточных организмов и репродуктивных клеток у Metazoa и Metaphyta в том особом смысле, который означает, если измерять по нашим стандартам, чрезвычайно долгое время.

Но кто может утверждать, что он нашел правильный ответ на этот важный вопрос? И даже если бы это открытие было сделано, может ли кто-нибудь поверить, что с его помощью была бы решена проблема жизни? Если бы было установлено, что самопроизвольное зарождение действительно имело место, сразу же возник бы новый вопрос относительно условий, при которых это стало возможным. Как мы можем представить, что мертвая неорганическая материя могла собраться вместе таким образом, чтобы образовать живую протоплазму, эту удивительную сложную субстанцию, которая поглощает чужеродный материал и превращает его в свою собственную субстанцию, другими словами, растет и размножается?

Итак, обсуждая этот вопрос жизни и смерти, мы, наконец, подходим — как и во всех областях человеческих исследований - к проблемам, которые кажутся нам, по крайней мере на данный момент, неразрешимыми. На самом деле именно поиск совершенной истины, а не ее обладание, выпадает на нашу долю, это радует нас, наполняет меру нашей жизни, нет! освящает это.

ПРИЛОЖЕНИЕ.

Примечание 1. Продолжительность жизни птиц.

Точных знаний по этому вопросу меньше, чем можно было бы ожидать, учитывая существующее количество орнитологов и орнитологических обществ с их многочисленными публикациями. Для моих целей не было ни возможности, ни необходимости просматривать все широко разбросанные ссылки, которые можно найти по этому вопросу. Многие из них, несомненно, мне неизвестны, поскольку мы все еще испытываем недостаток в сборнике точно определенных наблюдений в этом отделе зоологии. Я печатаю те немногие факты, которые мне удалось собрать, в качестве небольшого вклада в такую подборку.

Маленькие певчие птицы живут от восьми до восемнадцати лет: соловей в неволе - восемь лет, но, по мнению некоторых авторов, дольше: черный дрозд в неволе - двенадцать лет, но обе эти птицы живут дольше в естественном состоянии. 'Соловей-полукровка девять лет подряд строил свое гнездо в одном и том же саду' (Науманн, 'Vögel Deutschlands', стр. 76).

Канарейки в неволе достигают возраста двенадцати-пятнадцати лет (л. с. 76).

Вороны почти сто лет прожили в неволе (л. с., Bd. I., стр. 125).

Сороки в неволе живут двадцать лет и, "без сомнения", гораздо дольше в естественном состоянии (л. с., стр. 346).

Попугаи "в неволе живут более ста лет" (л. с., стр. 125).

Единственный экземпляр кукушки (упоминаемый в тексте) упоминается Науманном как достигший возраста тридцати двух лет (см. ниже, стр. 76).

Домашние птицы живут от десяти до двадцати лет, золотой фазан - пятнадцать лет, индейка - шестнадцать лет, а голубь - десять лет (Окен, "Naturgeschichte, Vögel", стр. 387).

Золотой орел, который "умер в Вене в 1719 году, был пойман 104 годами ранее" (Брем, "Жизнь фегеля", стр. 72).

Говорят, что сокол (вид не упоминается) достиг возраста 162 лет (Кнауэр, "Der Naturhistoriker", Вена, 1880).

Белоголовый гриф, пойманный в 1706 году, умер в Зоологическом саду Вены (Шенбрунн) в 1824 году, прожив, таким образом, 118 лет в неволе (см. ниже).

Пример бородатого грифа, упомянутый в тексте, процитирован из книги Шинца "Vögel der Schweiz", стр. 196.

Согласно Науманну, дикий гусь должен жить более 100 лет (l. c., стр. 127). Доказательств этого, однако, пока нет. Раненый дикий гусь прожил в неволе восемнадцать лет.

Говорят, что лебеди живут 300 лет (?), (Науманн, l. c., стр. 127).

Очевидно, что наблюдения за продолжительностью жизни диких птиц могут проводиться лишь в редких случаях и что обычно они являются результатом случайности и не могут быть проверены. Именно по этой причине тем более желательно, чтобы был собран каждый установленный факт.

Если долгая жизнь птиц была правильно истолкована как компенсация за их слабую плодовитость и большую смертность их детенышей, то можно будет оценить продолжительность жизни вида без прямых наблюдений, если мы только будем знать его плодовитость и процент уничтоженных особей. Однако этот процент в лучшем случае может быть известен только как среднее значение. Если мы рассмотрим, например, огромное количество морских птиц, которые размножаются летом на скалах северных морей, и если мы вспомним, что большинство этих птиц откладывают всего одно или самое большее два яйца в год и что их детеныши подвергаются очень многим разрушительным воздействиям, мы будем вынуждены сделать вывод, что они должны обладать очень долгой жизнью, так что период размножения может повторяться много раз. Их численность не уменьшается. Год за годом бесчисленное количество этих птиц покрывают скалы от вершины до линии моря; миллионы из них отдыхают там и поднимаются в воздух плотным облаком всякий раз, когда их потревожат. Даже в тех местностях, которые каждый год посещает человек с целью их отлова, численность, по-видимому, не уменьшается, если только птиц не беспокоят и поэтому не побуждают искать другие места размножения. С небольшого острова Сент-Килда, недалеко от Шотландии, ежегодно собирают 20 000 молодых олуш (Сула) и огромное количество яиц; и хотя эта птица откладывает всего одно яйцо в год и для достижения зрелости требуется четыре года, численность не уменьшается^[6]. Ежегодно из разведения экспортируется 30 000 яиц чаек и 20 000 яиц крачек. - места на острове Зюльт, но в данном случае кажется, что коллекционеры избегают систематического нарушения популяции птиц, и уменьшения их численности пока не произошло^[7]. Уничтожение северных птиц вызвано не только человеком, но и различными хищными млекопитающими и птицами. Действительно, плотная масса птиц, которые толпятся на утесах, является причиной гибели многих детенышей и яиц, которые сбрасываются с края

скал. По словам Брема, подножие этих скал "всегда покрыто кровью и мертвыми телами недолюток".

Такие птицы должны достигать большого возраста, иначе они были бы давно истреблены: минимальная продолжительность жизни, необходимая для поддержания вида, в их случае должна быть очень высокой.

Примечание 2. Продолжительность жизни млекопитающих.

Утверждения по этому поводу в тексте взяты из многих источников; из "Säugethiere" Гибеля, из "Naturgeschichte" Окена, из "Illustriertem Thierleben" Брема и из эссе Кнауэра в "Naturhistoriker", Вена, 1880.

Примечание 3. Продолжительность жизни взрослых насекомых.

Ниже приводится краткое изложение наиболее достоверных фактов, которые мне удалось найти. Я опустил удлинение имагинальной жизни, которое происходит из-за гибридизации у определенных видов. Почти во всех отрядах насекомых есть определенные виды, которые выходят из куколки осенью, но впервые размножаются следующей весной. Время, проведенное в торпидном состоянии зимой, конечно, не может быть отнесено к активной жизни вида, поскольку его жизнедеятельность либо полностью приостанавливается на какое-то время в результате замораживания (*анабиоз*: ГИПЕРССЫЛКА Прейера), либо, во всяком случае, никогда не превышает *минимума жизни* со снижением ассимиляции до самого низкого уровня. точка.

Нижеследующий отчет не претендует на то, чтобы содержать все или даже большую часть фактов, разбросанных по огромной массе энтомологической литературы, и уж тем более все то, что известно частным образом отдельным энтомологам. Поэтому его следует рассматривать всего лишь как первую попытку, как ядро, вокруг которого можно постепенно собрать основные факты. Нет необходимости давать какую-либо специальную информацию относительно продолжительности жизни личинок, поскольку многочисленные и точные наблюдения по этой части предмета содержатся во всех энтомологических работах.

I. Прямокрылые.

Гриллотальпа. Яйца откладываются в июне или июле, а детеныши вылупляются от двух до трех недель; они доживают до зимы и становятся половозрелыми в мае или июне следующего года. 'Когда самка откладывает яйца, ее тело разрушается, и после этого она не живет намного дольше месяца'. 'В зависимости от того, моложе или старше самки, они живут дольше или короче, и, следовательно, некоторых самок находят даже осенью' (Rösel, 'Insektenbelustigungen', Bd. II. стр. 92). Резель считает, что самка наблюдает за яйцами до тех пор, пока они не вылупятся, и это объясняет тот факт, что она переживает процесс яйцекладки примерно на месяц. Не указано, умирают ли самцы в более ранний период.

Гриллус кампестрис достигает половой зрелости в мае и поет с июня по октябрь, 'когда они все умрут' (Oken, 'Naturgeschichte', Bd. II. Абт. iii. стр. 1527). Маловероятно, что какая-либо отдельная особь живет все лето; вероятно, как в случае с *Gryllotalpa*, конец жизни тех особей, которые первыми становятся половозрелыми, перекрывает начало жизни других особей, которые достигают зрелости позже.

Саранча виридуссима и *L. verrucivora* достигают зрелости в конце августа; они откладывают яйца в землю в первой половине сентября, а затем погибают. Вполне вероятно, что самки в половозрелом состоянии живут не более четырех недель. Неизвестно, живут ли самцы этого или других видов саранчи более короткий период.

Я нашел *Locusta cantans* в большом количестве с начала сентября до конца месяца. В неволе они умирают после откладывания яиц: самцы, вероятно, более недолговечны, поскольку к середине и концу сентября их гораздо меньше, чем самок.

Acridium migratorium "погибает после откладывания яиц" (Oken, "Naturgeschichte").

Самцы *терм*, вероятно, живут недолго, хотя точные наблюдения на этот счет отсутствуют. Самки, 'кажется, иногда живут четыре или пять лет', как я понял из письма доктора Хейгена из Кембриджа, Массачусетс, США

Эфемериды. Резель, говоря о *Ephemera vulgata* ("Insektenbelustigungen", Bd. II. der Wasserinsekten, 2^{te} класс, стр. 60 и далее), говорит: 'Их полет начинается на закате и заканчивается перед полночью, когда начинает выпадать роса'. 'Спаривание обычно происходит ночью и длится недолго. Как только насекомые сбрасывают свою последнюю кожу, днем или вечером, они разлетаются тысячами и почти сразу же спариваются; но на следующий день все они мертвы. Они продолжают всплывать в течение многих дней, так что, когда вчерашний рой погибает, сегодня ближе к вечеру из воды появляется новый.' 'Они роняют свои яйца не только в воду, но и везде, где они могут оказаться, — на деревьях, кустах или земле. Птицы, форель и другие рыбы подстерегают их в засаде.

Доктор Хаген пишет мне— 'Жизнь так коротка только у определенных видов. Самка *палингении* не живет достаточно долго, чтобы завершить последнюю линьку имаго. Я полагаю, что женского имаго никто никогда не видел. Самец имаго, часто наполовину находящийся в коже субимаго, оплодотворяет самку субимаго, и содержимое обоих яичников немедленно выталкивается, и насекомое погибает. Вполне возможно, что яйцеклетки выходят наружу при разрыве брюшных сегментов".

Клевета. Все стрекозы живут в состоянии имаго несколько недель; сначала они не способны к размножению, но через несколько дней спариваются.

Сахарная лепешка. Индивид прожил два года в коробке из-под таблеток, без какой-либо пищи, за исключением, возможно, небольшого количества *Lycopodium dust*^[9].

II. Нервнопереплетающиеся.

Фриганды "живут на стадии имаго по меньшей мере неделю, а возможно, и дольше, по-видимому, не принимая пищи" (письмо доктора Хагена).

Согласно последним исследованиям *Phrygane grandis*^[10] в его пищеварительном канале никогда не содержится пища, а только воздух, хотя последний содержится в таких количествах, что им расширяется передний конец желчного желудка.

III. Strepsiptera.

Личинке требуется для своего развития гораздо меньшее время, чем то, которое необходимо личинке пчелы, в тело которой она вселилась. Стадия куколки длится восемь-десять дней. Самец, который летает самым стремительным образом, живет всего два-три часа, в то время как самка живет несколько дней. Возможно, спаривание не происходит до тех пор, пока самке не исполнится два-три дня. Живородящая самка, по-видимому, производит детенышей только один раз в жизни, а затем умирает: в настоящее время неясно, производит ли она детенышей также партеногенетически (ср. Siebold, 'Ueber Paedogenesis der Strepsipteren', Zeitschr. f. Wissensch. Zoол., Band. XX, 1870).

IV. Полужесткокрылые.

Афис. Бонне ("Наблюдения за Пусеронами", Париж, 1745) имел в своем распоряжении партеногенетическую самку *Aphis euonymi* в течение тридцати одного дня с момента ее рождения, за это время она произвела на свет девяносто пять личинок. Глейхен содержал партеногенетическую самку *Aphis mali* от пятнадцати до двадцати трех дней.

Aphis foliorum ulmi. Мать колонии, которая покидает яйцо в мае, в конце июля достигает длины 2 дюйма: следовательно, она живет по меньшей мере два с половиной месяца (Де Гир, "Руководство по поведению насекомых", 1783, III, стр. 53).

Филлоксера обширная. Самцы - всего лишь эфемерные половые организмы, у них нет хоботка и пищеварительного тракта, и они умирают сразу после оплодотворения самки.

Пузырчатка терebinтовая. Как мужские, так и женские половые особи бескрылы и без хоботка; они не могут добывать пищу и, следовательно, живут недолго — намного короче, чем партеногенетические самки того же вида (Derbès, 'Note sur les aphides du pistachier terébinthe', Ann. des sci. nat., Том. XVII, 1872).

Цикада. Несмотря на многочисленные и трудоемкие описания цикад, появившихся за последние два столетия, я могу найти точные указания относительно продолжительности жизни взрослого насекомого только у одного вида. П. Калм, описывающий североамериканскую *цикаду septemdecim*, которая иногда появляется в бесчисленных количествах, утверждает, что "через шесть недель после того, как (такой рой был впервые замечен) все они исчезли". Хилдрет оценивает жизнь самки в от двадцати до двадцати пяти дней. Это согласуется с тем фактом, что цикада откладывает много сотен яиц (Хилдрет утверждает, что тысячу); от шестнадцати до двадцати за раз засовываются в отверстие, просверленное в древесине, так что самке требуется некоторое время, чтобы отложить яйца (Oken, "Naturgeschichte", 2^{ter} Bd. 3^{te} Abth. стр. 1588 и далее).

Акантия лектулярия. За постельным клопом не проводилось никаких наблюдений, по которым можно было бы установить нормальную продолжительность его жизни, но многие утверждения, как правило, показывают, что он чрезвычайно долгоживущий, и это выгодно для паразита, пища (и, следовательно, рост и размножение) которого чрезвычайно ненадежны. Они могут переносить голодание в течение удивительно длительного периода и могут пережить самые сильные холода. Леунис ("Зоология", стр. 659) упоминает случай с самкой, которую заперли в ящик и забыли: после шестимесячного голодания ее нашли не только живой, но и окруженной кружком оживленных детенышей. Гезе обнаружил жуков в балдахинах старой кровати, которой не пользовались шесть лет: 'они казались белыми, как бумага'. Я сам наблюдал подобный случай, когда умирающие от голода животные были совершенно прозрачными. Холодной

зимой 1772 года, когда столбик термометра упал до -33°C , Де Гир поместил несколько жуков в неотапливаемую комнату: они провели всю зиму в состоянии оцепенения, но ожили в мае следующего года. (Де Гир, Bd. III. стр. 165, и Окен, "Naturgeschichte", 2^{тер} Bd. 3^{те} Abth. стр. 1613.)

V. Diptera.

Pulex irritans. Окен говорит о блохе ('Naturgeschichte', Bd. II. Abth. 2, стр. 759), что "смерть наступает после откладывания яиц в течение двух или трех дней, даже если им предоставляется возможность сосать кровь". Промежуток времени, который проходит между выходом из кокона и оплодотворением или отложением яиц, не указан.

Саркофага карнариевая. Самка мухи погибает через десять-двенадцать часов после рождения живородящих личинок; время, прошедшее между выходом из кокона и рождением детенышей, не приводится (Oken, цитируя Реомюра, 'Mém. p. s. à l'hist. Insectes,' Paris, 1740-48, IV).

Musca domestica. Летом обыкновенная домашняя муха начинает откладывать яйца через восемь дней после выхода из кокона: затем она откладывает несколько раз. (See Gleichen, 'Geschichte der gemeinen Stubenfliege,' Nuremberg, 1764.)

Eristalis tenax. Личинка этой крупной мухи живет в жидком навозе, и Реомюр описал ее как личинку с крысиным хвостом. Я держал самку, только что вышедшую из кокона, с 30 августа по 4 октября в большом стеклянном сосуде, покрытом марлей. Насекомое вскоре научилось свободно передвигаться в своей тюрьме, не пытаясь вырваться; оно летало кругами с характерным жужжащим звуком и получало обильную пищу из приготовленного для него раствора сахара. С 12 сентября он перестал летать, за исключением случаев, когда его пугали, когда он улетал немного в сторону. Я думал, что она вот-вот умрет, но дело приняло неожиданный оборот, и 26 сентября она отложила большой пакет яиц, а 29 числа того же месяца еще один пакет такого же размера. Полету животного, вероятно, препятствовал вес созревших яиц в его теле. Отложение яиц, вероятно, в этом случае было значительно замедлено, потому что оплодотворения не произошло. Муха умерла 4 октября, прожив, таким образом, тридцать пять дней. К сожалению, мне не удалось провести никаких экспериментов относительно продолжительности жизни самок при наличии самцов.

VI. Чешуекрылые.

Я особенно признателен мистеру У. Х. Эдвардсу^[11] из Коалбурга, штат Вирджиния, и доктору Спейеру из Родена за ценные письма, относящиеся к этому заказу.

Последний пишет, говоря о продолжительности жизни имаго в целом: "На мой взгляд, невероятно, чтобы какая—либо бабочка могла прожить в виде имаго двенадцать месяцев. Особи, пережившие зиму, редко встречаются в августе, даже когда лето заканчивается. К примеру, в это время был найден изношенный экземпляр Ванессы Кардуи" ("Entomolog. Nachrichten,' 1881, p. 146).

В ответ на мой вопрос о том, может ли тот факт, что некоторые чешуекрылые не употребляют твердой или жидкой пищи и фактически не имеют функционального рта, рассматриваться как свидетельство адаптации продолжительности жизни к быстрому откладыванию яиц, доктор Шпейер отвечает: "Бескрылые самки из *Psychidae*, по—видимому, не обладают ртом, во всяком случае, я не могу найти его у *Psyche unicolor (graminella)*. Они не оставляют дела в течение

жизни и уж тем более не пьют воду. То же самое верно для бескрылых самок *Heterogynis* и *Orgyia ericae*, и, вероятно, для всех самок рода *Orgyia*; и, насколько я могу судить по комнатным образцам, это, вероятно, верно для самцов *Heterogynis* и *Психеи*. Я никогда не видел, чтобы дневные *Saturnidae*, *Bombycidae* и другие чешуекрылые с рудиментарным хоботком селились во влажных местах или сосали какое-либо влажное вещество, и я сомневаюсь, что они когда-либо сделали бы это. Сосательный аппарат, вероятно, неисправен.

В ответ на мой вопрос о том, известно ли, что продолжительность жизни самцов какого-либо вида бабочек или мотыльков отличается от продолжительности жизни самок, доктор Шпейер заявил, что ему неизвестно ни о каких наблюдениях на этот счет.

Ниже приведены единственные имеющиеся в моем распоряжении примеры достоверных прямых наблюдений за отдельными индивидуумами^[12]:-

Пиерис напи, вар. *bryoniae* [самец] и [самка], пойманные на лету: прожили в заточении десять дней, а затем были убиты.

Ванесса прорса прожила в заключении не более десяти дней.

Ванесса уртика прожила в заключении от десяти до тринадцати дней.

Папилио аякс. Согласно письму мистера У. Х. Эдвардса, самка, когда она покидает куколку, содержит в своем теле незрелые яйца и живет около шести недель — если считать от первого появления этой бабочки до исчезновения того же поколения^[13]. Самцы живут дольше и продолжают летать, когда сильно измучены. Измученную самку можно увидеть очень редко; 'Я полагаю, что самка после откладывания яиц долго не живет, но на это уходит несколько дней, а возможно, и две недели'.

Ликаена фиалковая. По словам мистера Эдвардса, первый выводок этого вида живет самое большее три-четыре недели.

Смеринтовые тилии. Самка, только что вышедшая из куколки, была поймана 24 июня; 29-го состоялось спаривание; 1 июля она отложила около восьмидесяти яиц и умерла на следующий день. Она прожила девять дней, не принимая никакой пищи в течение этого периода, и пережила отложение яйцеклеток всего на один день.

Звездчатая макроглосса. Самка, пойманная на лету и уже оплодотворенная, жила в заключении с 28 июня по 4 июля. За это время она отложила около восьмидесяти яиц, с интервалами и поодиночке; затем она исчезла и, должно быть, умерла, хотя тело не удалось найти в траве на дне клетки, в которой она была заключена.

Saturnia pyri. Пара, покинувшая коконы 24 или 25 апреля, оставалась в коиту с 26 по 2 мая — шесть или семь дней; затем самка отложила несколько яиц и умерла.

Психея граминелла. Оплодотворенная самка живет несколько дней, а неоплодотворенная - больше недели (Шпейер).

Соленобия трехцветная. Партеногенетическая форма (я имею в виду ту, которая, как я показал, является партеногенетической в книге Окена 'Изида', 1846, стр. 30) откладывает массу яиц в брошенный ящик вскоре после появления. Яйцекладка приводит к тому, что ее тело

сморщивается, и через несколько часов после этого она умирает. Непартеногенетическая самка того же вида остается в течение многих дней в ожидании оплодотворения; если этого не происходит, она живет больше недели.' "Партеногенетическая самка живет едва ли день, и то же самое верно для партеногенетических самок другого вида *Solenobia*" (*S. unscriptuella?*). Письмо от доктора Шпейера.

Психея кальцелла, О. Самцы живут очень недолго; "тех, кто покидает кокон вечером, находят мертвыми на следующее утро, с отвалившимися крыльями, на дне клетки". Доктор Шпейер.

Eupithecia, sp. (*Geometridae*), "при хорошем питании живут в заточении три-четыре недели; самцы часто оплодотворяют самок, и последние продолжают откладывать яйца, когда они очень слабы и неспособны ползать или летать". Доктор Шпейер.

Выводы и рассуждения, содержащиеся в тексте, по-видимому, в достаточной степени подтверждаются этой короткой серией наблюдений. Как мы видим, в этой области еще многое предстоит сделать, и чешуекрылому было бы полезно провести несколько точных наблюдений за продолжительностью жизни различных бабочек и мотыльков привязкой к условиям жизни — способу откладывания яиц, вырождению крыльев и внешних частей рта или закрытию самого рта. Было бы неплохо выяснить, действительно ли происходит такое замыкание, как это, несомненно, происходит у некоторых растительных вшей.

VII. Жесткокрылые.

Мелолонга обыкновенная. Кокшаферы, которых я держал в проветриваемой клетке со свежим кормом и обильной влагой, ни в коем случае не прожили дольше тридцати девяти дней. Только одна самка из общего числа сорока девяти прожила этот период; вторая прожила тридцать шесть дней, третья - тридцать пять, четвертая и пятая - двадцать четыре дня; все остальные умерли раньше. Из самцов только один прожил целых двадцать девять дней. Эти периоды на несколько дней меньше истинной максимальной продолжительности жизни, поскольку жуки были пойманы в полевых условиях и прожили по меньшей мере день; но разница не может быть большой, если вспомнить, что из сорока девяти жуков только три самки прожили от тридцати пяти до тридцати девяти дней, и только один самец - двадцать девять дней. Те, кто умер раньше, вероятно, прожили какое-то значительное время, прежде чем были пойманы.

Точные эксперименты с куколками, пережившими зиму, показали бы, действительно ли самка живет на десять дней дольше самца, или результаты моего эксперимента были просто случайными. Я могу добавить, что коитус часто имел место в период плена. Одна пара, наблюдавшаяся в таком состоянии 17-го числа, разделилась вечером; они снова спарились утром 18-го и разделились в середине дня. Коитус произошел между другой парой 22-го и снова 26-го.

Я наблюдал постепенное приближение смерти у многих особей: за несколько дней до ее наступления насекомые становились вялыми, переставали летать и питаться и лишь немного отползали в сторону, когда их потревожили: затем они падали на землю и оставались неподвижными, по-видимому, мертвыми, но при раздражении двигали лапками, а иногда и автоматически. Смерть наступала постепенно и незаметно; время от времени наблюдалось медленное шевеление ног, и наконец, через несколько часов все признаки жизни прекратились.

Только в одном случае я обнаружил бактерии, присутствующие в большом количестве в крови и тканях; у других людей, которые недавно умерли, единственным заметным изменением была необычная сухость тканей.

Carabus auratus. Эксперимент с особью, пойманной 27 мая, показал продолжительность жизни в четырнадцать дней; это, вероятно, ниже среднего показателя, поскольку жуки встречаются в диком состоянии с конца мая до начала июля.

Lucanus cervus. Пойманные особи, которых держали взаперти и питали раствором сахара, никогда не жили дольше четырнадцати дней, и, как правило, не так долго. Жуки появляются в июне-июле и, конечно, живут не больше месяца. Как и в случае со многими жуками, появляющимися в определенные месяцы, продолжительность индивидуальной жизни короче, чем период, в течение которого они встречаются. Точной информации, особенно о какой-либо разнице между продолжительностью жизни полов, получить невозможно.

Отдельные сообщения о удивительно долгой жизни жуков можно найти во всей литературе по этому вопросу. Доктор Хейген из Кембриджа, Массачусетс, был достаточно любезен, чтобы обратить на них мое внимание и прислать мне несколько своих собственных наблюдений.

Герои из керамбикса. Один человек жил в заключении с августа по следующий год^[14].

Saperda carcharias. Индивид жил с 5 июля по 24 июля следующего года^[15].

Buprestis splendens. Живая особь была извлечена из письменного стола, который простоял в лондонской конторе тридцать лет; судя по состоянию дерева, было очевидно, что личинка находилась в нем до изготовления письменного стола^[16].

Блэпс мортисага. Один человек прожил три месяца, а двое других - три года.

Фатальный удар. Один человек, который был оставлен в коробке и забыт, был найден живым, когда коробку открыли шесть лет спустя.

Тупые удары. Один прожил полтора года в заключении.

Eleodes grandis и *E. dentipes*. Восемь из этих калифорнийских жуков два года содержались в неволе без пищи доктором Гисслером из Бруклина; затем их отправили доктору Хагену, который продержал их еще год.

Голиаф касикус. Одна особь прожила в теплице пять месяцев.

В дополнение к этим случаям доктор Хаген пишет мне: "Среди жуков, которые живут более года, — *Blaps*, *Pasimachus*, (*Carabidae*) - и среди муравьев — почти тридцать процентов. встречаются с изношенной и потрескавшейся кутикулой, а мощные нижние челюсти настолько сильно изношены, что ранее на этом месте были основаны виды. Иногда нижние челюсти стерты до подкожной клетчатки.

Исходя из имеющихся у меня данных, я склонен полагать, что у некоторых жуков нормальная продолжительность жизни растягивается на несколько лет, и особенно это касается *Blapidae*. Представляется вероятным, что в этих случаях присутствует другой фактор — *жизненные*

минимумы, или кажущаяся смерть, снижение жизненных процессов до минимума в результате голодания, которое мы могли бы назвать голодным сном по аналогии с зимним сном. Зимний сон обычно приписывают только холоду, и некоторые насекомые, безусловно, становятся настолько вялыми, что кажутся мертвыми при низкой температуре. Но холод воздействует таким образом не на всех насекомых. У пчел, например, активность насекомых заметно снижается в начале зимы, но если температура продолжает падать, они снова становятся активными, бегают и, как говорят пчеловоды, 'пытаются согреться физическими упражнениями'; таким образом, они сохраняют в себе хоть какую-то жизнь. Если мороз очень сильный, они погибают. В тропиках период зимней спячки у многих животных совпадает со временем максимальной жары и засухи. Это показывает, что организм может быть приведен в состояние *минимальной жизни* различными способами, и было бы совсем не удивительно, если бы такое состояние было вызвано у некоторых насекомых голодом. Точные эксперименты, однако, являются единственным средством, с помощью которого такое предположение может быть проверено, и я уже начал серию экспериментов. Тот факт, что некоторые жуки живут без пищи много лет (даже шесть), вряд ли может быть объяснен каким-либо другим предположением, поскольку эти насекомые потребляют достаточное количество пищи в нормальных условиях, и немыслимо, чтобы они могли годами обходиться без пищи, если бы обмен веществ продолжался с обычной энергией.

Очень яркий пример, показывающий, что долголетие может быть вызвано удлинением периода репродуктивной активности, представлен мне доктором Адлером в следующей заметке: "Три года назад я случайно заметил, что у *Chrysomela varians* происходит *яйцеживородающее развитие*, — факт, который, как я впоследствии обнаружил, был уже описан другим энтомологом.

'Яйцо проходит все стадии развития в яичнике; когда они завершаются, яйцо откладывается, и через минуту или две личинка прорывает скорлупу яйца. В каждом делении яичника яйцеклетки развиваются по одной за раз; отсюда следует, что они откладываются через значительные промежутки времени, так что для обеспечения развития достаточно длинной серии яйцеклеток становится необходимой долгая жизнь. Следовательно, получается, что самки живут полный год. У других видов *Chrysomela* два поколения сменяют друг друга за год, а продолжительность жизни особи варьируется от нескольких месяцев до полугода.

VIII. Перепончатокрылые.

Цинипиды. Мне не удалось найти точных сведений о продолжительности жизни имаго мух-пилильщиков или ихневмонов; но, с другой стороны, я обязан доброте доктора Адлера, превосходного наблюдателя за *Cynipidae*, точными сведениями об этом семействе, которые находятся в моем распоряжении. Я задал доктору Адлеру общий вопрос о том, были ли какие-либо различия в продолжительности жизни у *цинипид*, соответствующие условиям, при которых происходило откладывание яиц; жили ли те виды, которые откладывают много яиц или у которых яйцекладка трудоемкая и длительная, дольше, чем у тех видов, которые откладывают относительно мало яиц, или они легко и быстро находили подходящие места для их откладывания.

Доктор Адлер полностью подтвердил мои предположения и подкрепил их следующими утверждениями:—

У летнего поколения *Neuroterus (Spathegaster)* самая короткая жизнь среди всех цинипид. Независимо от того, пойманы они или выращены из галлов, я сохранял им жизнь в среднем только в течение трех-четырех дней. В этом поколении работа по откладыванию яиц требует наименьшего времени и затрат энергии, поскольку яйца просто откладываются на поверхность листа. Количество яйцеклеток в яичнике также меньше, чем у других видов, и составляет в среднем около 200. Эта форма *цинипид* может легко откладывать 100 яиц в день.

Летнее поколение *Dryophanta (Spathegaster Taschenbergi, verrucosus)* др.) Живет несколько дольше; я держал их в заточении от шести до восьми дней. Откладывание яиц требует значительных затрат времени и сил, поскольку яйцекладу приходится прокалывать довольно жесткую середину ребра или жилку листа. Количество яйцеклеток в яичнике составляет в среднем от 300 до 400.

Летнее поколение *Andricus*, которое принадлежит к обширному роду *Aphilotrix*, также отличается долгой жизнью. Я сохранил жизнь более мелким *андрикам* (таким как *A. nudus*, *A. cirratus*, *A. noduli*) в течение недели, а более крупным (*A. inflator*, *A. curvator*, *A. ramuli*) - в течение двух недель. Более мелкие виды прокалывают молодые бутоны, когда они еще совсем мягкие, но более крупные прокалывают полностью выросшие бутоны, защищенные жесткими чешуйками. В яичнике первого содержится от 400 до 500 яйцеклеток, у второго - более 600.

- Зимние поколения агамов живут намного дольше. У видов *Neuroterus* самая короткая жизнь; они живут максимум две недели; с другой стороны, виды *Aphilotrix* живут целых четыре недели, а *Dryophanta* и *Biorhiza* еще дольше. Я поддерживал жизнь *Dryophanta scutellaris* в течение трех месяцев. Количество яиц у этих агамовых *цинипид* намного больше: *дриофанта* и *афилотрикс* содержат 1200, а у *нейротеруса* около 1000.

Таким образом, очевидно, что общим правилом является то, что продолжительность жизни прямо пропорциональна количеству яиц и времени и энергии, затраченным на яйцекладку. Конечно, следует понимать, что здесь, как и во всех других случаях, это не единственные факторы, определяющие продолжительность жизни, но многие другие факторы, в настоящее время неизвестные, могут сочетаться с ними и способствовать получению результата. Например, весьма вероятно, что время года, в которое появляются имаго, оказывает некоторое косвенное влияние. Долгоживущая *Биориза* появляется из желчи в середине зимы и сразу же начинает откладывать яйца в дубовые почки. Хотя насекомое не чувствительно к низкой температуре, поскольку я сам видел, как происходило откладывание яиц, когда термометр показывал 5 ° C., все же очень сильный мороз, несомненно, привел бы к прерыванию процесса и заставил бы насекомое укрыться среди опавших листьев на земле. Такие перерывы могут быть длительными и часто повторяться, так что удивительно долгую жизнь этого вида, возможно, можно рассматривать как адаптацию к его зимнему образу жизни.

Муравьи. Lasius flavus откладывает яйца осенью, и молодые личинки проводят зиму в гнезде. Самцы и самки покидают коконы в июне и спариваются в июле и августе. Самцы вылетают из гнезда вместе с самками, но не возвращаются в него; 'они умирают вскоре после спаривания'. Также считается, что самки не возвращаются в гнездо, а основывают новые колонии; однако этот момент является одним из самых неопределенных в естественной истории муравьев. С другой стороны, совершенно очевидно, что самка может годами жить в гнезде, продолжая откладывать оплодотворенные яйца. Иногда в колонии встречаются старые самки со стертыми до подкожной клетчатки челюстями.

Эксперименты по размножению подтверждают эти утверждения. Р. Huber^[17] и Христос уже определили продолжительность жизни самки в три-четыре года, а сэр Джон Лаббок, который в последнее время занимается естественной историей муравьев, смог сохранить работницу *Formica sanguinea* живой в течение пяти лет; и он был достаточно любезен, чтобы написать и сообщить мне что две самки *Formica fusca*, которых он поймал в лесу вместе с десятью рабочими в декабре 1874 года, все еще живы (июль 1881 г.), так что эти насекомые живут в виде имаго шесть с половиной лет или больше^[18].

С другой стороны, сэру Джону Лаббоку никогда не удавалось сохранять самцов 'живыми дольше нескольких недель'. Как старые, так и более поздние наблюдатели сходятся во мнении, что муравьиные самки, как и пчелиные матки, всегда максимально защищены от травм и опасностей. Доктор А. Форель, чьи доскональные знания швейцарских муравьев хорошо известны, пишет мне: 'Муравьиные самки оплодотворяются только один раз, а затем за ними ухаживают рабочие, их чистят и кормят посреди гнезда: часто можно встретить их только с тремя ногами и с сильно изношенным хитиновым панцирем. Они никогда не покидают центр гнезда, и их единственная обязанность - откладывать яйца.

Что касается рабочих, Форель считает, что их телосложение позволило бы им жить столько же, сколько самкам (на что указывают также эксперименты Лаббока), а тот факт, что в диком состоянии они обычно умирают раньше самок, 'безусловно, связан с тем фактом, что они подвергаются гораздо большим опасностям'. Такое же соотношение, по-видимому, наблюдается и у пчел, но у них не было показано, что в условиях изоляции рабочие живут столько же, сколько матки.

Пчелы. Согласно фон Берлепшу^[19] королева может в виде исключения прожить пять лет, но, как правило, доживает всего два или три года. Кажется, что рабочие всегда живут гораздо меньше, обычно меньше года. Прямые эксперименты на изолированных или запертых пчелах или на помеченных особях в диком состоянии не доказывают этого, но статистические данные, полученные пчеловодами, подтверждают вышесказанное. Каждую зиму численность в улье уменьшается с 12 000-20 000 до 2000-3000 особей. Матка откладывает наибольшее количество яиц весной, и рабочие особи, которые погибают до наступления зимы, заменяются теми, которые появляются на свет летом, осенью или в течение мягкой зимы. Матка откладывает яйца с такой переменной скоростью в течение года, что вышеупомянутое неравенство в численности вполне объяснимо. Рабочие часто живут не более шести-семи месяцев, а во время их наибольшего труда (с мая по июль) - только три месяца. Попытка рассчитать продолжительность жизни рабочих и дронов путем подведения итогов в конце лета дает шесть месяцев для первых и четыре месяца для вторых^[20].

Трутни, как правило, не живут дольше четырех месяцев, поскольку до истечения этого периода их постигает насильственная смерть. Хорошо известное истребление трутней, согласно последним наблюдениям, вызывается не непосредственно укусами рабочих, а тем, что последние отгоняют бесполезных трутней от пищи, так что они погибают от голода.

Осы. Интересно, что среди этих близких родственников пчел жизнь самки должна быть намного короче, что соответствует гораздо более низкой степени специализации, обнаруживаемой в колониях. Самки *галлицы* и *Веспы* не только откладывают яйца, но и принимают участие в строительстве ячеек и сборе пищи; поэтому они вынуждены более активно использовать все части тела, особенно крылья, и подвергаются большей опасности со стороны врагов.

Из наблюдений Лейкарта хорошо известно, что так называемые "рабочие" *Polistes gallica* и *Bombus* - это не арестованные самки, подобные рабочим пчелиного улья, а самки, которые, хотя и определенно меньше, во всех отношениях способны к оплодотворению и размножению. Фон Зибольд, тем не менее, доказал, что они не оплодотворяются, а размножаются партеногенетическим путем.

Оплодотворенная самка, пережившая зиму, начинает основывать колонию в начале мая: личинки, которые вылупляются из первых яиц, которых насчитывается около пятнадцати, превращаются в куколок в начале июня, а имаго появляются ближе к концу того же месяца. Все это маленькие "рабочие", и они оказывают такую хорошую службу по уходу за вторым выводком, что последний достигает размера самки, основавшей колонию, отличаясь от нее только идеальным состоянием своих крыльев, поскольку к этому времени ее крылья сильно стерлись.

Самцы появляются на свет в начале июля; их сперматозоиды созревают в августе, и затем происходит спаривание с определенными "особыми самками, требующими оплодотворения", которые тем временем вышли из своих коконов. Это самки, которые переживают зиму и основывают новые колонии следующей весной. Старые самки предыдущей зимы умирают и не живут дольше лета, в начале которого они основали колонии. При первых заморозках молодые оплодотворенные самки отправляются на зимовку; самцы, которые никогда не переживают зиму, не прибегают к этому способу, но погибают в октябре. Партеногенетические самки, которые остаются в гнезде во время брачного полета, также погибают.

Самцы *Polistes gallica* живут не дольше трех месяцев — с июля по начало октября; партеногенетические самки живут снаружи на две недели дольше — с середины июня по октябрь, но у более поздних поколений жизнь короче. Половые самки живут в одиночку около года, включая период зимнего сна.

Аналогичный ход событий происходит и в роду *Vespa*. У обоих этих родов возможность размножения не ограничивается одной самкой в гнезде, а является общей для нескольких самок. Только в роде *Apis* разделение труда является полным, так что только одна самка (царица) в любой момент времени способна к размножению, что отличает ее от бесплодных рабочих.

Примечание 4. Продолжительность жизни низших морских животных.

В литературе по этой части предмета я встретил только одно определенное утверждение. Оно касается морской анемоны, которая является одиночной, а не колониальной формой. Английский зоолог Дэлиэлл в августе 1828 года извлек *актинию мезембриантему* из моря и поместил ее в аквариум^[21]. Это была очень красивая особь, хотя и не совсем достигшая самых крупных размеров; и ей, должно быть, было не менее семи лет, что доказывается сравнением с другими особями, выросшими из яйца. В 1848 году ему было около тридцати лет, и за двадцать лет, в течение которых он находился в неволе, он произвел на свет 334 молодых актинии. Проф. Дорн из Неаполя рассказал мне, что эта актиния сохранилась и по сей день, и ее показывают как диковинку тем, кто посещает Ботанический сад в Эдинбурге. Сейчас (1882) ему по меньшей мере шестьдесят один год^[22].

Примечание 5. Продолжительность жизни у местных наземных и пресноводных моллюсков.

Я в долгу перед герром Клессеном — знаменитым исследователем наших моллюсков — за некоторые ценные заметки о местных улитках и двустворчатых моллюсках (*Lamellibranchiata*). Я не мог включить их в текст, поскольку ряд необходимых деталей, касающихся условий жизни, в настоящее время полностью неизвестны или, по крайней мере, известны лишь очень фрагментарно. Статистических данных о количестве разрушений, которым подвергается молодняк, нет, и даже количество ежегодно производимых яиц известно лишь для нескольких видов. Тем не менее я включаю очень интересные сообщения герра Клессена в качестве начала к статистике жизни моллюсков.

(1) *Витрины* однолетние; старые животные умирают весной, после того как произвели потомство, из которого развиваются молодые. Они продолжают расти до следующей весны".

(2) *Сукцинии* в основном двулетние; *succinea putris*, вероятно, трехлетние. Оплодотворение происходит с июня по начало августа, а молодые особи развиваются до осени. *Succinea Pfeifferi* и *S. elegans* переживают зиму, и этот факт подтверждается очень четкими годовыми отметинами. Размножение происходит в июле и августе следующего года, а осенью они погибают. Они продолжают расти до самой смерти.'

(3) На раковинах наших местных видов *Куколок*, *клаузилий* и *Bulimus* (за исключением *Bulimus detritus*) имеются лишь слабые годичные отметины. Вряд ли им потребуется более двух лет для их полного развития. Большое количество живых особей с полноразмерными раковинами, принадлежащих к этим родам, по сравнению с числом особей, обладающих раковинами меньшего размера, делает вероятным, что эти животные живут во взрослом состоянии дольше, чем другие наши *Helicidae*. Я всегда обнаруживал полноразмерные раковины, присутствующие по меньшей мере у двух третей особей этих родов, характеризующихся сильно свернутыми раковинами - пропорция, которую я никогда не видел среди наших более крупных *Helicidae*. Тем не менее прямых наблюдений относительно продолжительности жизни во взрослом состоянии все еще недостаточно".

(4) *Helicidae* живут от двух до четырех лет; *Helix sericea*, *H. hispida* - от двух до трех лет; *H. hortensis*, *H. nemoralis*, *H. arbustorum*, как правило, три года; *H. pomatia* четыре года. Оплодотворение у этих видов не ограничено строго каким-либо одним временем года, но в случае старых животных происходит весной, как только заканчивается зимний сон; в то время как у двухлетних животных это также происходит позже летом".

(5) *Гуалиновые* в основном двулетние: они редко живут три года, и даже у самых крупных видов такой возраст, вероятно, исключителен. Самые маленькие *Hyalineae* и *Helicidae* живут не более двух лет. Продолжительность жизни зависит от времени оплодотворения родителей, поскольку от этого зависит, начнут ли детеныши самостоятельно меняться в начале лета или позже осенью, и, следовательно, будет ли прирост в первый год большим или маленьким".

(6) Виды *Limnaeus*, *Planorbis* и *Ancylus* живут от двух до трех лет, то есть им требуется два-три года, чтобы достичь полного размера. *L. auricularis* в основном двулетние, *L. palustris* и *L. pereger* от двух до трех лет: я обнаружил, что последний в горах Оберсторфа в Баварских Альпах в

исключительных случаях может достигать четырехлетнего возраста, то есть у него могут быть три четко очерченных годовых отметины, в то время как у образцов с равнины их никогда не было больше двух.

(7) "*Палудиниды* достигают возраста трех-четырёх лет".

(8) Более мелкие двустворчатые моллюски, *писидии* и *циклы*, часто живут не более двух лет: более крупные *наджады*, с другой стороны, часто живут более десяти лет, и действительно, они становятся взрослыми только после того, как на них появляются от десяти до четырнадцати годовых отметин. Вполне возможно, что среда обитания может оказывать большое влияние на продолжительность жизни в этом отряде".

"*Unio* и *Anodonta* становятся половозрелыми на третий-пятый год жизни".

Насколько мне известно, существует лишь несколько утверждений о продолжительности жизни морских моллюсков, и по большей части они очень неточны. Гигантский двустворчатый моллюск *Tridacna gigas* должен достигать возраста от 60 до 100 лет^[23]. Все *головоногие моллюски* живут по крайней мере больше года, а большинство из них значительно больше десяти лет; а гигантским формам, которых иногда ошибочно принимают за "морских змей", должно быть, требуется много десятилетий, чтобы достичь таких замечательных размеров. Л. Агассис определил продолжительность жизни крупной морской улитки, *Natica heros*, отсортировав большое количество особей в соответствии с их размерами: он оценивает ее в 30 лет^[24].

Я рад сообщить о наблюдении, сделанном на Зоологической станции в Неаполе, относительно продолжительности жизни *асцидий*. Красивая белая *Cionea intestinalis* в большом количестве поселилась в аквариуме на Станции, и профессор Дорн сказал мне, что ежегодно она производит три поколения, и каждая особь живет около пяти месяцев, а затем размножается и умирает. Внешних причин, вызвавших эту раннюю смерть, обнаружено не было.

Известно, что пресноводные *многоножки* однолетние, но неизвестно, живут ли первые особи, появившиеся из колонии весной, все лето. Продолжительность жизни также неизвестна у отдельных особей какого-либо морского полизона.

Точные высказывания Клессена о пресноводных моллюсках, процитированные ранее, показывают, что удивительно короткая продолжительность жизни является общим правилом. Только те формы, для достижения половой зрелости которых из-за большого размера требуется много лет, живут десять лет или больше (*Unio*, *Anodonta*); действительно, наша самая крупная местная улитка (*Helix pomatia*) живет всего четыре года, а многие мелкие виды - только год или два, если первого срока недостаточно для достижения ими половой зрелости. Эти факты, по-видимому, указывают, как я думаю, на то, что эти моллюски подвергаются большому разрушению во взрослом состоянии, действительно, в большей степени, чем когда они молоды, или, во всяком случае, в равной степени. Факты, по-видимому, противоположны тем, которые встречаются у птиц. Плодовитость огромна; одна мидия содержит несколько сотен тысяч икринок; гибель детенышей по сравнению с количеством произведенных яиц значительно меньше, чем у птиц, поэтому становится возможной гораздо более короткая продолжительность жизни каждой половозрелой особи и, кроме того, становится выгодной, поскольку половозрелые особи подвергаются серьезному разрушению.

Однако можно лишь смутно предположить, что это так, поскольку положительные доказательства полностью отсутствуют. Возможно, уничтожение одиночных половозрелых особей играет не столь важную роль, как разрушение их половых органов. Разрушительное действие паразитических животных (*трематод*) на внутренние органы улиток и двустворчатых моллюсков хорошо известно зоологам. Яичники последних часто полностью заполнены паразитами, и тогда такие животные неспособны к размножению.

Кроме того, у моллюсков много врагов, которые уничтожают их как на суше, так и в воде. В воде — рыба, лягушки, тритоны, утки и другие водоплавающие птицы, а на суше многие птицы, такие как ежи, жабы и т.д., в значительной степени зависят от них в качестве пищи.

Если принципы, разработанные в этом эссе, применимы к пресноводным моллюскам, мы должны тогда сделать вывод, что улитки, которые сохраняют зрелое состояние — способность к размножению — в течение одного года, в этом состоянии более подвержены уничтожению в результате нападений врагов, чем те виды, которые остаются половозрелыми в течение двух или трех лет, или что последние страдают от большей пропорциональной потери яиц и молодняка.

Примечание 6. Неодинаковая продолжительность жизни у обоих полов.

Такое неравенство часто встречается среди насекомых. Самцы замечательных маленьких паразитов, поражающих пчел, *Strepsiptera*, во взрослом состоянии живут всего два-три часа, в то время как бескрылая, похожая на личинку самка живет восемь дней: следовательно, в этом случае самка живет в шестьдесят четыре раза дольше самца. Объяснение этих отношений очевидно; долгая жизнь самца была бы бесполезна для вида, в то время как относительно долгая жизнь самки является необходимостью для вида, поскольку она живородящая и должна выкармливать своих детенышей до их рождения.

Опять же, самец *Phylloxera vastatrix* живет гораздо короче самки, у него нет хоботка и желудка, и он не принимает пищу: он оплодотворяет самку, как только сбрасывается последняя шкурка, а затем умирает.

Насекомые - не единственные животные, среди которых мы обнаруживаем неравенство в продолжительности жизни двух полов. До сих пор этому вопросу уделялось очень мало внимания, и поэтому мы почти не располагаем точной информацией о продолжительности жизни полов, но в некоторых случаях мы можем сделать выводы либо из анатомического строения, либо из способа развития. Таким образом, у самцов *коловраток* нет рта, желудка или кишечника, они не могут принимать пищу и, без сомнения, живут гораздо короче, чем самки, которые обеспечены полноценным пищеварительным трактом. Опять же, карликовые самцы многих паразитических *веслоногих ракообразных* — низших ракообразных — и "дополнительные самцы" *циррипед* (или ракушек) лишены желудка и должны жить гораздо меньше времени, чем самки; а самцы *Entoniscidae* (семейство, виды которого эндопаразитичны на более крупных ракообразных), хотя и могут питаться, умирают после оплодотворения самок; в то время как последние затем переходят к паразитическому образу жизни, производят яйца и продолжают жить некоторое время. . Предполагается, что карликовый самец *Bonellia viridis* живет на несколько лет меньше, чем самка в сто раз крупнее, и у нее тоже нет рта, ведущего к пищеварительному каналу. Эти примеры можно было бы еще дополнить ссылками на зоологическую литературу.

В большинстве случаев самка живет дольше самца, и это не нуждается в особом объяснении; но возможно и обратное соотношение, когда, например, самки встречаются намного реже самцов, и последние теряют много времени на их поиски. Вышеупомянутый случай с *Аглия тау*, вероятно, относится к этой категории.

Мы не всегда можем окончательно решить, была ли продлена жизнь одного пола или сокращена жизнь другого; оба эти изменения, должно быть, произошли в разных случаях. Нет никаких сомнений в том, что у пчел и муравьев произошло удлинение жизни у самок, поскольку оба пола пилильщиков, которые, как полагают, являются предками пчел, живут всего несколько недель. Но у *Strepsiptera* более короткая жизнь самца, должно быть, была приобретена вторично, поскольку мы лишь изредка встречаемся с таким экстремальным случаем у насекомых.

Примечание 7. Пчелы.

Экспериментально не установлено, жили бы рабочие, которых обычно убивают через несколько месяцев, так же долго, как матка, если бы они были искусственно защищены от опасности в улье; но я думаю, что это вероятно, потому что так обстоит дело среди муравьев и потому, что особенность долголетия должна быть скрыта в яйце. Как хорошо известно, яйцеклетка, из которой получается матка, идентична яйцеклетке, из которой получается рабочий, и только различия в питании решают, будет ли сформирована матка или рабочий. Следовательно, вероятно, что продолжительность жизни у матки и рабочего потенциально одинакова.

Примечание 8. Гибель клеток у высших организмов.

Часто высказывалось мнение, что неизбежное наступление нормальной "смерти" зависит от изнашивания тканей вследствие их функциональной активности. Bertin says, referring to animal life^[25]:—‘L’observation des faits y attache l’idée d’une terminaison fatale, bien que la raison ne découvre nullement les motifs de cette nécessité. Chez les êtres qui font partie du règne animal l’exercice même de la rénovation moléculaire finit par user le principe qui l’entretient sans doute parceque le travail d’échange ne s’accomplissant pas avec une perfection mathématique, il s’établit dans la figure, comme dans la substance de l’être vivant, une déviation insensible, et que l’accumulation des écarts finit par amener un type chimique ou morphologique incompatible avec la persistance de ce travail.’

Здесь замена израсходованных элементов ткани новыми не принимается во внимание, но делается попытка показать, что функции всего организма неизбежно приводят к его истощению. Но сразу возникает вопрос, не зависит ли такой результат от того факта, что отдельные гистологические элементы — клетки — изнашиваются в процессе выполнения функции. Бертен признает, что это так, и эта идея о важности изменений в самих клетках повсеместно набирает обороты. Но хотя мы должны признать, что гистологические элементы действительно изнашиваются у многоклеточных животных, это не доказывает этого и не объясняет, почему такие изменения должны вытекать из природы клетки и жизненных процессов, происходящих в ней. Такое признание просто наводило бы на вопрос: как получается, что клетки в тканях высших животных изнашиваются в процессе выполнения своих функций, в то время как клетки, существующие в форме свободных и независимых организмов, обладают способностью жить вечно? Почему клетки любой ткани, равновесие в которой на мгновение нарушено метаболизмом, не должны быть снова восстановлены, чтобы те же самые

клетки продолжали выполнять свои функции вечно: — почему они не могут жить без изменения своих свойств? Я недостаточно затронул этот момент в тексте, и поскольку он, очевидно, важен, он требует дальнейшего рассмотрения.

Во-первых, я думаю, что из бесконечной продолжительности существования одноклеточных организмов мы можем с уверенностью заключить, что такое изнашивание клеток тканей является вторичной адаптацией, что гибель клетки, как и общая смерть, произошла у сложных, высших организмов. Отходы не зависят от внутренней природы клеток, как доказывают нам примитивные организмы, но они возникли как адаптация клеток к новым условиям, которыми они окружены, когда они объединяются и, таким образом, образуют клеточную республику тела многоклеточных. Замена клеток в тканях должна быть более благоприятной для функций всего организма, чем неограниченная активность одних и тех же клеток, поскольку таким образом мощность отдельных клеток была бы значительно увеличена. В некоторых случаях эти преимущества очевидны, как, например, во многих железах, секрет которых состоит из отторгшихся клеток. Такие клетки должны умереть и быть отделены от организма, иначе секрета подошла бы к концу. Однако во многих случаях факты неясны и требуют физиологического исследования. Но тем временем мы можем сделать некоторые выводы из эффектов роста, которые обязательно связаны с определенной скоростью производства новых клеток. В процессе роста определенная степень выбора между старыми клетками, которые выполняли свои функции до определенного времени, и новыми, которые появились между ними, как бы оставлена за организмом.

Таким образом, организм может, образно говоря, рискнуть потребовать от различных специфических клеток тканей большего объема работы, чем они способны вынести в течение нормальной продолжительности своей жизни и при нормальном объеме своих сил. Преимущества, получаемые всем организмом, могли бы с лихвой компенсировать недостатки, которые вытекают из исчезновения отдельных клеток. Железистые выделения, состоящие из клеточного детрита, доказывают, что клетки сложного организма могут приобретать функции, которые приводят к ослаблению их связи с сообществом живых клеток организма и их окончательному отделению от него. То же самое справедливо и в отношении кровяных телец, поскольку выполнение их функции приводит к окончательному растворению. Следовательно, не только возможно, но и во всех отношениях вероятно, что многие другие функции у высших организмов влекут за собой гибель клеток, которые их выполняют, не потому, что живая клетка обязательно изнашивается и в конце концов погибает в результате осуществления какого-либо обычного жизненного процесса, но потому, что специфические функции в экономике клеточного сообщества, которые такие клетки берут на себя, влекут за собой гибель самих клеток. Но тот факт, что такие функции появились, поскольку они предполагают пожертвование большим количеством клеток, полностью зависит от замены старых вновь образованными клетками, то есть от процесса размножения в клетках^[26].

Мы не можем *априори* оспаривать возможность существования тканей, в которых клетки не изнашиваются при выполнении функций, но такое явление кажется невероятным, если вспомнить, что клетки всех тканей обязаны своим строением очень далеко идущему процессу разделения труда, который оставляет их сравнительно односторонними и влечет за собой потерю многих свойств одноклеточного самодостаточного организма. Во всяком случае, мы знаем о потенциальном бессмертии только в клетках, которые составляют независимые

одноклеточные организмы, и природа их такова, что они постоянно подвергаются полному процессу преобразования.

Если бы мы не обнаружили никакой замены клеток в высшем организме, мы были бы вынуждены рассматривать саму смерть как прямой результат разделения труда между клетками и заключить, что определенные клетки тканей утратили, вследствие одностороннего развития своей деятельности, способность к бесконечной жизни, которая принадлежит всем независимым примитивным клеткам. Мы должны были бы возразить, что они могли бы выполнять свои функции только определенное время, а затем умерли бы, а вместе с ними и организм, жизнь которого зависит от их активности. Чем дольше они заняты выполнением специальных функций, тем менее полно они реализуют явления жизни, и, следовательно, они приводят к появлению регрессивных изменений. Но замена клеток несомненна во многих тканях (в железах, крови и т.д.), так что мы никогда не сможем найти удовлетворительного объяснения в последовательности рассуждений, указанной выше, но мы должны предположить существование пределов замены клеток. На мой взгляд, мы можем найти объяснение этому в общих отношениях отдельной особи к своему виду и ко всем внешним условиям жизни; и это объяснение, которое я предложил и попытался развить в тексте.

Примечание 9. Смерть от внезапного шока.

Самый замечательный пример такого рода смерти, известный мне, - это гибель пчел-самцов. Давно было известно, что трутень погибает во время спаривания, и обычно считалось, что королева кусает его до смерти. Более поздние наблюдения, однако, показали, что это не так, но что самец внезапно умирает во время совокупления, и что королева впоследствии прокусывает мужской внутренний орган, чтобы освободиться от мертвого тела. В этом случае смерть, очевидно, наступает из-за внезапного возбуждения, поскольку, когда последнее вызывается искусственно, смерть наступает немедленно. Фон Берлепш сделал несколько очень интересных наблюдений по этому поводу: 'Если поймать трутня за крылья во время брачного полета и держать его свободно в воздухе, не прикасаясь ни к какой другой части тела, пенис выпячивается, и животное мгновенно умирает, становясь неподвижным, как будто убито электрическим током. То же самое происходит, если в аналогичном случае мягко стимулировать спинную поверхность дрона. Мужчина находится в таком возбужденном и раздражительном состоянии, что малейшее мышечное движение или нарушение вызывает выпячивание полового члена^[27].' В этом случае смерть вызвана так называемым нервным шоком. Пчелы-смиреницы устроены иначе, потому что самец не умирает после оплодотворения самки, 'но вынимает свой пенис и улетает'. Но гибель пчел-самцов во время спаривания не следует рассматривать как нормальную смерть. Эксперимент показал, что эти насекомые могут жить более четырех месяцев^[28]. На самом деле они, как правило, живут не так долго; ибо — хотя рабочие не убивают их, как считалось ранее, прямым путем после оплодотворения матки — они мешают им есть мед и изгоняют их из улья, так что они умирают от голода^[29].

Мы также должны рассматривать смерть, которая немедленно или очень быстро следует за отложением яйцеклеток, как смерть от внезапного шока. Самки определенных видов *Psychidae*, когда они размножаются половым путем, могут оставаться живыми более недели в ожидании самца: однако после оплодотворения они откладывают яйца и умирают, в то время как партеногенетические самки того же вида откладывают яйца и умирают сразу после выхода из

кокона; так что, в то время как первые живут много дней, вторые не делятся более двадцати четырех часов. "Партеногенетическая форма *Solenobia triquetrellae* вскоре после появления откладывает все свои яйца вместе в пустую коробочку, становится сильно сморщенной и умирает через несколько часов". (Письмо от доктора Шпейера, Роден.)

Примечание 10. Смешивание при делении одноклеточных организмов^[30].

У амеб деление происходит довольно симметрично, так что распознать мать и дочь в двух образующихся организмах невозможно. Но у *эвглифов* и родственных форм наличие раковины вводит отличительный признак, по которому можно различать продукты деления; так что потомство можно отличить от родительского. Родительский организм перед делением строит части оболочки для дочерней формы. Эти части расположены на поверхности той части протоплазмы, внешней по отношению к старой оболочке, которая впоследствии будет отделена как дочерняя клетка. На этой части располагаются спикулы, которые соединяются, образуя новую оболочку. Деление ядра происходит после деления протоплазмы, так что дочерняя клетка некоторое время остается без ядра. Хотя у этого вида мы можем распознать дочернюю клетку в течение некоторого времени после отделения от родительской по большей прозрачности ее молодой оболочки, тем не менее невозможно допустить, что характеристики двух животных каким-либо образом различаются, поскольку непосредственно перед разделением двух особей происходит циркуляция протоплазмы через обе оболочки способом, описанным в тексте, и, следовательно, происходит полное смешение вещества двух тел.

Разница между продуктами становится еще больше после поперечного деления *инфузорий*, поскольку в передней части должен быть сформирован новый задний проход, а сзади - новый рот. Неизвестно, происходит ли какая-либо циркуляция протоплазмы, как у *эвглифов*. Но даже если этого не произойдет, нет оснований полагать, что два продукта деления имеют разную продолжительность жизни.

Процесс деления у *диатомовых* мне кажется теоретически важным, потому что здесь, как и у ранее упомянутых *моноталамий* (*Euglypha* и т.д.), новый кремниевый скелет формируется внутри первичного организма, но не только для новой особи, как у *Euglypha*, а как для родительской, так и для дочерней клетки^[31]. Если мы сравним оболочку диатомовых водорослей с коробкой, то две половинки старой оболочки будут образовывать две крышки, по одной для каждого из продуктов деления, в то время как для каждой из них заново создается новая коробка. В этом случае наблюдается абсолютное равенство между продуктами деления, что касается оболочки.

Примечание 11. Регенерация.

Недавно в связи с дипломной работой в Вюрцбурге был проведен ряд экспериментов, направленных на проверку способности к регенерации, которой обладают различные животные. Во всех существенных отношениях результаты подтверждают заявления более старых наблюдателей, таких как Спалланцани. Карьер также доказал, что улитки могут регенерировать не только свои рога и глаза, но и часть головы, когда она была отрезана, хотя он показал, что старое утверждение Спалланцани о том, что они могут регенерировать всю голову, включая нервную систему, ошибочно^[32].

Примечание 12. Продолжительность жизни растений.

The title of the work on this subject mentioned in the Text is 'Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung,' F. Hildebrand, Engler's botanische Jahrbücher, Bd. II. 1. und 2. Heft, Leipzig, 1881.

Примечание 13.

[Многие интересные факты и выводы по теме этого эссе можно найти в книге профессора Э. Рэя Ланкестера "О сравнительном долголетии человека и низших животных", Macmillan and Co., 1870. — Прим. ред.]

Сноски для приложения к эссе I.

1. Humboldt's 'Ausichten der Natur.'
2. Эта оценка получена на основе наблюдений за временем, в течение которого этих насекомых можно увидеть на крыльях. Прямые наблюдения за продолжительностью жизни этого вида мне неизвестны.
3. [Сэр Джон Лаббок поддерживал жизнь муравьиной матки почти 15 лет. См. Примечание 2 {примечание 18 ниже} на стр. 51. — Прим. ред.]
4. [После прочтения этих корректур доктор А. Р. Уоллес любезно прислал мне неопубликованную заметку о производстве смерти посредством естественного отбора, написанную им где-то между 1865 и 1870 годами. В заметке содержатся некоторые идеи по этому вопросу, которые были записаны для дальнейшей проработки, а затем были забыты, пока не были вызваны аргументацией этого Эссе. Эта заметка представляет большой интерес в связи с предложениями доктора Вайсмана, и с разрешения доктора Уоллеса я привожу ее ниже полностью.

"Действие естественного отбора, приводящее к старости, разложению и Смерти.

Предположим, что когда-либо существовали организмы, не обладающие способностью к естественному размножению, тогда, поскольку поглощающая поверхность увеличивалась бы только в квадрате размеров, в то время как объем, подлежащий питанию и обновлению, увеличивался бы в виде куба, вскоре должен был наступить предел роста. Теперь, если бы такой организм не производил себе подобных, случайное уничтожение положило бы конец виду. Следовательно, любой организм, который путем случайного или самопроизвольного деления мог бы стать двумя организмами и, таким образом, размножаться бесконечно, не увеличиваясь в размерах за пределы, наиболее благоприятные для питания и существования, не мог бы быть таким образом уничтожен: поскольку индивидуум мог быть уничтожен только случайно, раса выжила бы. Но если бы особи не умирали, они вскоре стали бы чрезмерно размножаться и мешали бы здоровому существованию друг друга. Пищи стало бы не хватать, и, следовательно, более крупные особи, вероятно, разложились бы или уменьшились в размерах. Недостаток питания привел бы к тому, что частиорганизма не обновлялись бы; они стали бы неподвижными

и подверженными более или менее медленному разложению как мертвые части внутри живого тела. У более мелких организмов было бы больше шансов найти пищу, у более крупных - меньше. Тот, который выделил несколько небольших частей для формирования каждой новой особи, имел бы больше шансов оставить потомков, подобных себе, чем тот, который разделился поровну или выделил большую часть себя. Следовательно, могло случиться так, что те, которые выделяли очень маленькие порции, вероятно, вскоре после этого прекратили бы поддерживать свое собственное существование, в то время как они оставили бы многочисленное потомство. Такое положение вещей в любом случае пошло бы на пользу расе и, следовательно, путем естественного отбора вскоре утвердилось бы как закономерный ход вещей, и, таким образом, мы имеем происхождение *старости, увядания и смерти*; ибо очевидно, что когда один или более индивидуумов произвели достаточное количество потомков, они сами, как потребители пищи в постоянно возрастающей степени, наносят ущерб этим потомкам. Поэтому естественный отбор отсеивает их и во многих случаях благоприятствует таким расам, которые вымирают почти сразу после того, как они оставили преемников. Многие мотыльки и другие насекомые находятся в таком состоянии, живут только для продолжения рода, а затем немедленно умирают, некоторые даже не принимают никакой пищи в идеальном и репродуктивном состоянии". — Е. Б. П.]

5. Йоханнес Мюллер, "Физиология", Bd. I. стр. 31, Берлин, 1840.

6. Oken, 'Naturgeschichte,' Stuttgart, 1837, Bd. IV. Абт. 1.

7. Brehm, 'Leben der Vögel,' p. 278.

8. 'Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme,' Populäre Vorträge, Berlin, 1880; *vide* Appendix.

9. 'Entomolog. Журнал, том i, стр. 527, 1833.

10. Imhof, 'Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima*,' Inaug. Diss., Aarau, 1881.

11. Мистер Эдвардс тем временем опубликовал эти сообщения полностью; ср. "О продолжительности жизни бабочек", Канадский энтомолог, 1881, стр. 205.

12. Когда нет никаких полномочий, наблюдения остаются моими собственными.

13. В цитируемой выше статье Эдвардс, взвесив все доказательства, сокращает продолжительность жизни с трех до четырех недель.

14. 'Entomolog. Журнал, том i, стр. 527, 1823.

15. Там же.

16. Там же.

17. 'Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes,' Genève, 1810.

18. Эти две муравьиные самки были еще живы 25 сентября после получения письма сэра Джона Лаббока, так что они живут по меньшей мере семь лет. Ср. 'Наблюдения над муравьями, пчелами и осами', часть VIII. стр. 385; Linn. Soc. Journ. Зоол., том xv. 1881.

[Сэр Джон Лаббок любезно предоставил мне дополнительную информацию о продолжительности жизни этих двух муравьиных маток. С момента получения его письма факты были опубликованы в Журнале Линнеевского общества (зоология), том xx. стр. 133. Я полностью цитирую отрывок, в котором говорится об этих муравьях: —

‘Долголетие. Следует помнить, что мои гнезда позволили мне наблюдать за муравьями в течение длительного периода времени, и что я идентифицировал рабочих *Lasius niger* и *Formica fusca*, которым было не менее семи лет, и двух маток *Formica fusca*, которые жили со мной с декабря 1874 года. Одна из этих королев, проболев несколько дней, умерла 30 июля 1887 года. Тогда ей, должно быть, было больше тринадцати лет. Сначала я боялся, что смерть ее спутника может повлиять на ту, другую. Однако она дожила до 8 августа 1888 года, когда ей, должно быть, было почти пятнадцать лет, и поэтому на сегодняшний день является самым старым насекомым из известных.

Более того, что весьма удивительно, она продолжала откладывать оплодотворяющие яйца. Этот замечательный факт наиболее интересен с физиологической точки зрения. Оплодотворение произошло самое позднее в 1874 году. С тех пор в гнезде не было ни одного самца, и, более того, я полагаю, хорошо известно, что муравьиные матки и пчелиные матки оплодотворяются раз и навсегда. Следовательно, сперматозоиды 1874 года, должно быть, сохраняли свою жизнь и энергию в течение тринадцати лет, что, я полагаю, не имеет аналогов в физиологии”.

“У меня была другая королева *Formica fusca*, которая дожила до тринадцати лет, и теперь у меня есть королева *Lasius niger*, которой больше девяти лет, и она все еще откладывает оплодотворяющие яйца, из которых получаются самки муравьев”.

Обе вышеупомянутые королевы, возможно, были значительно старше, поскольку невозможно оценить их возраст на момент поимки. Достоверно только (как сообщает мне сэр Джон Лаббок в своем письме), что им должно было быть не менее девяти месяцев (на момент отлова), поскольку яйца *F. fusca* откладываются в марте или начале апреля.’ Королевы постепенно становились ‘несколько вялыми и скованными в своих движениях (перед смертью), но не было ни потери конечностей, ни каких-либо ссадин”. Это последнее наблюдение, по—видимому, указывает на то, что муравьиные матки могут жить гораздо дольше в диком состоянии, поскольку выше указывалось, что хитин часто сильно изнашивается, а некоторые конечности утрачиваются (см. стр. 48, 51 и 52). - Е. Б. П.]

19. А. фон Берлепш, "Die Biene und ihre Zucht" и др., 3-е изд.; Мангейм, 1872.

20. E. Bevan, 'Ueber die Honigbiene und die Länge ihres Lebens;' abstract in Oken's 'Isis,' 1844, p. 506.

21. Дэлиелл, "Редкие и замечательные животные Шотландии", том ii. стр. 203; Лондон, 1848.

22. [Г-н Дж. С. Холдейн любезно получил подробности гибели морской анемоны, на которую ссылается автор. Он умер естественной смертью 4 августа 1887 года, после того как, казалось, постепенно ослабевал в течение нескольких месяцев, предшествовавших этой дате. С 1828 года он жил в той же маленькой стеклянной банке, в которую его поместил сэр Джон Дейлиелл. Ему, должно быть, было не менее 66 лет, когда он умер. — Е.Б.П.]

23. Bronn, 'Klassen und Ordnungen des Thierreichs,' Bd. III. p. 466; Leipzig.
24. Бронн, округ Колумбия
25. Ср. статью 'Mort' в 'Энциклопедии. Наука. Мед. том. М., стр. 520.
26. Ру в своей работе "Борьба за здоровье и организм", Йена, 1881, попытался объяснить, каким образом возникло разделение труда между клетками высших организмов, и сделать понятными механические процессы, посредством которых возникла целенаправленная адаптация организма.
27. von Berlepsch, 'Die Biene und ihre Zucht,' etc.
28. Окен, "Изида", 1844, стр. 506.
29. фон Берлепш, л. с., стр. 165.
30. Cf. August Gruber, 'Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata,' and 'Die Theilung der monothalamen Rhizopoden,' Z. f. W. Z., Bd. XXXV. и XXXVI., стр. 104, 1881.
31. Ср. Виктор Хенсен, "Физиология д. Зойгунга", стр. 152.
32. Ср. J. Carrière, 'Регенерация почвы', Tagebl. der 52. Versammlg. deutsch. Естествознание. стр. 225-226.
-

II.

О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

1883.

О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Нижеследующее эссе стало моей первой лекцией в качестве проректора Фрайбургского университета и было публично прочитано в зале университета 21 июня 1883 года; впервые оно появилось в печати в августе следующего года. Только несколько экземпляров первого издания были доступны для широкой публики, и поэтому сейчас оно переиздается как второе издание, которое отличается от первого лишь несколькими немаловажными улучшениями и дополнениями.

Название, которое я выбрал, требует некоторого пояснения. Я предлагаю рассматривать не всю проблему наследственности, а только определенный ее аспект — передачу приобретенных признаков, которая, как предполагалось до сих пор, имеет место. Следуя этому курсу, я могу сказать, что было невозможно избежать возвращения к основанию всех явлений наследственности и определения субстанции, с которой они должны быть связаны. По моему мнению, это может быть только субстанция зародышевых клеток; и эта субстанция передает свои наследственные тенденции от поколения к поколению, сначала неизменными и всегда неподвластными каким-либо соответствующим образом тому, что происходит в течение жизни индивидуума, который их носит. Если эти взгляды, которые скорее указаны, чем развиты в этой статье, верны, все наши идеи о трансформации видов требуют тщательной модификации, поскольку весь принцип эволюции посредством упражнений (использования и неиспользования), предложенный Ламарком и принятый в некоторых случаях Дарвином, полностью рушится.

Характер настоящей статьи, которая представляет собой лекцию, а не подробный трактат, требует, чтобы в ней были даны только предложения, а неисчерпывающее изложение предмета. Я также воздержался от предоставления дальнейших подробностей в виде приложения, главным образом потому, что я вряд ли смог бы попытаться завершить рассмотрение всего спектра предмета, и я надеюсь снова обратиться к этим вопросам в будущем, когда будут проведены новые эксперименты и наблюдения.

Я очень рад видеть, что такой важный авторитет, как Пфлюгер^[33] тем временем пришел к тому же мнению, но с совершенно другого направления — мнению, которое составляет основу выдвигаемых здесь взглядов, а именно, что наследственность зависит от непрерывности молекулярной субстанции зародыша от поколения к поколению.

А. В.

II.

О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

С вашего разрешения я хотел бы изложить вам сегодня свои взгляды на проблему, представляющую общебиологический интерес, - проблему наследственности.

Наследственность - это процесс, который делает возможным сохранение органических существ в течение последующих поколений, который, как обычно считается, так хорошо понят и не нуждается в особом объяснении. Тем не менее наш разум не может не быть сильно озадачен многообразием его проявлений и сильно озадачен его истинной природой. Знаменитый немецкий физиолог говорит^[34], "Хотя многие руки во все времена пытались сломать печать, скрывающую теорию наследственности от нашего взора, достигнутые результаты были лишь незначительными; и мы в определенной степени оправданы, возлагая мало надежд на новые

усилия, предпринятые в этом направлении. Тем не менее мы должны время от времени пытаться выяснить, насколько далеко мы продвинулись к полному объяснению".

Такой курс во всех отношениях целесообразен, поскольку мы не имеем дело с явлениями, которые по самой своей природе непостижимы для человека. Огромная сложность предмета сама по себе делала его до сих пор непреодолимым, но в области наследственности мы, конечно, не достигли пределов достижимого знания.

С этой точки зрения наследственность имеет некоторое сходство с определенными анатомическими и физиологическими проблемами, например, со структурой и функциями человеческого мозга. Его структура — со столькими миллионами нервных волокон и клеток — настолько необычайно сложна, что мы вполне можем отчаяться когда-либо полностью понять ее. Тем не менее, каждое волокно отличается само по себе, в то время как его связь с ближайшей нервной клеткой часто можно проследить, и функция многих групп клеточных элементов уже известна. Но, казалось бы, невозможно распутать чрезмерно сложную сеть, в которую вплетены клетки и волокна; и, следовательно, достижение функции каждого отдельного элемента, по-видимому, также находится за пределами нашей досягаемости. Однако мы приступили к развязыванию этого гордиева узла не без некоторой надежды на успех, ибо кто может сказать, насколько человеческая настойчивость способна проникнуть в механизм мозга и выявить взаимосвязанную структуру и общий принцип в его бесчисленных элементах? Но, несомненно, этой работе окажет наиболее существенную помощь одновременное исследование структуры и функции нервной системы у низших форм жизни — у полипов и медуз, червей и ракообразных. Точно так же мы не должны отказываться от надежды достичь удовлетворительного знания процессов наследственности, если мы рассмотрим простейшие процессы у низших животных, а также более сложные процессы, встречающиеся у высших форм.

Слово "наследственность" в его общепринятом понимании означает то свойство организма, посредством которого его особая природа передается потомкам. Из орлиного яйца развивается орел того же вида, и следующему поколению передаются не только видовые признаки, но даже индивидуальные особенности. Потомство напоминает своих родителей как у животных, так и у людей.

От чего зависит это общее свойство всех организмов?

Геккель, вероятно, был первым, кто описал размножение как "чрезмерный рост индивида", и он попытался объяснить наследственность как простую непрерывность роста. Это определение можно было бы рассматривать как игру слов, но оно представляет собой нечто большее; и такое толкование, правильно применяемое, указывает на единственный путь, который, по моему мнению, может привести к пониманию наследственности.

Одноклеточные организмы, такие как ризоподии и инфузории, размножаются путем деления. Каждая особь вырастает до определенного размера, а затем делится на две части, которые совершенно одинаковы по размеру и структуре, так что невозможно решить, моложе или старше одна из них другой. Следовательно, в определенном смысле эти организмы обладают бессмертием: их, правда, можно уничтожить, но, если защитить от насильственной смерти, они будут жить бесконечно и лишь время от времени будут уменьшать размеры своих разросшихся

тел путем деления. Каждая особь любого такого одноклеточного вида, живущего сегодня на земле, намного старше человечества и почти так же стара, как сама жизнь.

На примере этих одноклеточных организмов мы можем в определенной степени понять, почему потомство, фактически являясь частью своих родителей, должно поэтому походить на последних. Вопрос о том, почему часть должна походить на целое, приводит нас к новой проблеме - проблеме ассимиляции, которая также ждет решения. Во всяком случае, несомненным фактом является то, что организм обладает способностью усваивать определенные чужеродные вещества, а именно. пищи и превращения их в субстанцию своего собственного тела.

У этих одноклеточных организмов наследственность зависит от преемственности индивидуума в процессе непрерывного увеличения его тела путем ассимиляции.

Но как обстоит дело с многоклеточными организмами, которые не размножаются простым делением и у которых все тело родителя не переходит к потомству?

У таких животных половое размножение является главным средством размножения. Ни в коем случае оно не всегда было полностью отсутствующим, и в большинстве случаев это единственный вид размножения.

У этих животных способность к размножению связана с определенными клетками, которые как зародышевые клетки могут быть противопоставлены клеткам, составляющим остальную часть тела; у первых совершенно иная роль; они не имеют значения для жизни особи^[35], и все же только они обладают способностью сохранять вид. Каждый из них может при определенных условиях развиться в полноценный организм того же вида, что и родительский, с более или менее полным воспроизведением каждой индивидуальной особенности последнего. Как может происходить такая наследственная передача признаков родителя? как одна репродуктивная клетка может воспроизвести весь организм во всех его деталях?

На такой вопрос можно было бы легко ответить, если бы нас интересовала только преемственность вещества репродуктивных клеток от одного поколения к другому; ибо это может быть продемонстрировано в некоторых случаях и весьма вероятно во всех. У некоторых насекомых развитие яйца в эмбрион, то есть сегментация яйца, начинается с отделения нескольких мелких клеток от основного тела яйца. Это репродуктивные клетки, и в более поздний период они проникают внутрь животного и формируют его репродуктивные органы. Опять же, у некоторых мелких пресноводных ракообразных (*Daphnidae*) будущие репродуктивные клетки становятся отчетливыми в очень ранний период, хотя и не совсем в начале сегментации, то есть когда яйцеклетка разделилась не более чем на тридцать сегментов. Здесь также клетки, которые отделяются рано, образуют репродуктивные органы животного. Отделение репродуктивных клеток от клеток организма происходит в еще более поздний период, а именно. в конце сегментации, у *усягитты*— пелагической формы, свободно плавающей. У позвоночных они не становятся отличными от других клеток организма до тех пор, пока эмбрион полностью не сформируется. Таким образом, как показывает их развитие, существует явная противоположность между субстанцией неумирающих репродуктивных клеток и субстанцией тленных клеток тела. Мы не можем объяснить этот факт иначе, как предположением, что каждая репродуктивная клетка потенциально содержит два вида

субстанции, которые через разное время после начала эмбрионального развития отделяются друг от друга и в конечном итоге производят две резко контрастирующие группы клеток.

Очевидно, что в вопросе наследственности не имеет значения, происходит ли это разделение рано или поздно, поскольку молекулярное строение репродуктивного вещества определяется до начала развития. Чтобы понять рост и размножение клеток, необходимо признать, что все протоплазматические молекулы обладают способностью расти, то есть усваивать пищу, и увеличиваться посредством деления. Точно так же молекулы репродуктивной протоплазмы при хорошем питании растут и размножаются, не изменяя своей особой природы и не изменяя наследственных тенденций, унаследованных от родителей. Поэтому вполне возможно, что репродуктивные клетки могут отделиться от соматических клеток гораздо позже, чем в примерах, упомянутых выше, без изменения наследственных тенденций, носителями которых они являются. На самом деле могут быть случаи, в которых такое разделение происходит только после того, как животное полностью сформировано, и другие, как я полагаю, я показал^[36], в которых оно впервые возникает через одно или более поколений, а именно. в бутонах, полученных от родительского растения. Здесь также нет оснований полагать, что наследственные тенденции репродуктивных молекул каким-либо образом изменяются в зависимости от продолжительности времени, которое проходит до их отделения от соматических молекул. И этот теоретический вывод подтверждается наблюдением, ибо из яйца Медузы, образовавшегося в результате почкования Полипа, в первую очередь возникает Полип, а не Медуза. Здесь молекулы репродуктивного вещества сначала сформировали часть Полипа, а позже - часть зародыша Медузы, и, хотя они отделились от соматических клеток в зародыше, они, тем не менее, всегда сохраняют тенденцию к развитию в Полип.

Таким образом, мы обнаруживаем, что размножение многоклеточных организмов по существу аналогично соответствующему процессу у одноклеточных форм, поскольку оно заключается в непрерывном делении репродуктивной клетки; единственная разница заключается в том, что в первом случае репродуктивная клетка не образует целостную особь, поскольку последняя состоит из миллионов соматических клеток, которыми репродуктивная клетка окружена. Следовательно, вопрос 'Как одна репродуктивная клетка может содержать зародыш полноценной и очень сложной особи?' должен быть сформулирован более точно в следующей форме: 'Как вещество репродуктивных клеток может потенциально содержать соматическую субстанцию со всеми ее характерными свойствами?'

Проблема, на которую наводит этот вопрос, становится яснее, когда мы используем его для объяснения определенного примера, такого как происхождение многоклеточных от одноклеточных животных. Не может быть сомнения, что первые произошли от вторых и что физиологическим принципом, от которого зависело такое происхождение, является принцип разделения труда. В ходе филогенетического развития организованного мира должно было случиться так, что определенные одноклеточные особи не отделились друг от друга сразу после деления, а жили вместе, сначала как равноценные элементы, каждый из которых сохранил все животные функции, включая функцию размножения. *Magosphaera planula* Геккеля доказывает, что такие совершенно однородные клеточные колонии существуют^[37], даже в наши дни. Разделение труда привело бы к дифференциации отдельных клеток в такой колонии: таким образом, определенные клетки были бы отделены друг от друга для добывания пищи и передвижения, в то время как некоторые другие клетки были бы исключительно репродуктивными. Таким образом, должны были возникнуть колонии, состоящие из

соматических и репродуктивных клеток, и среди них первые появилась смерть. Ибо в каждом случае соматические клетки должны были погибнуть через определенное время, в то время как только репродуктивные клетки сохраняли бессмертие, унаследованное от простейших. Теперь мы должны спросить, как становится возможным, что один вид клеток в такой колонии может производить другой вид путем деления? До дифференцировки колонии каждая клетка всегда производила другие, подобные себе. Как могут клетки после изменения природы одной части колонии претерпеть такие изменения в своей природе, что теперь они могут производить более одного вида клеток?

Для решения этой проблемы можно выдвинуть две теории. Мы можем обратиться к старому и давно заброшенному *nisus formativus* или адаптировать это название к современности, к филетической силе развития, которая заставляет организм время от времени меняться. Это в качестве *терго* или телеологической силы заставляет организм претерпевать новые преобразования без какой-либо привязки к внешним условиям жизни. Эта теория не проливает света на многочисленные адаптации, которые встречаются в каждом организме, и она не имеет ценности как научное объяснение.

Другое предположение состоит в том, что первичные репродуктивные клетки находятся под влиянием вторичных клеток колонии, которые благодаря своей приспособляемости к внешним условиям жизни превратились в соматические клетки: что последние выделяют мельчайшие частицы, которые, попадая в первые, вызывают такие изменения в своей природе, что при следующем клеточном делении они вынуждены распадаться на непохожие части.

На первый взгляд эта гипотеза кажется вполне разумной. Не только возможно, что частицы могут переходить из соматических клеток в репродуктивные, но и само питание последних за счет первых является демонстрацией того, что такой переход действительно имеет место. Но при ближайшем рассмотрении обнаруживаются огромные трудности. Во-первых, молекулы съеденного тела никогда просто не добавляются к молекулам питающейся особи, не претерпевая никаких изменений, но, насколько нам известно, они действительно ассимилируются^[38], то есть превращаются в молекулы последней. Следовательно, мы не можем многого добиться, предполагая, что некоторое количество молекул может переходить из растущих соматических клеток в растущие репродуктивные клетки и откладываться в последних в неизменном виде, так что при следующем делении молекулы отделяются и становятся соматическими клетками следующего поколения. Как может быть мыслим такой процесс, когда колония становится более сложной, когда количество соматических клеток становится настолько большим, что они окружают репродуктивные клетки множеством слоев, и когда в то же время в результате растущего разделения труда образуется большое количество различных тканей и клеток, все из которых должны происходить *de novo* из одной репродуктивной клетки? Каждый из этих различных элементов должен, *ex hypothesi*, отдавать определенные молекулы репродуктивным клеткам; следовательно, те из них, которые находятся в непосредственном контакте с последними, очевидно, будут обладать преимуществом перед теми, которые находятся более на расстоянии. Если тогда любая соматическая клетка должна посылать одинаковое количество молекул каждой репродуктивной клетке^[39], мы вынуждены приостановить все известные физические и физиологические концепции и должны сделать совершенно необоснованное предположение о сродстве молекул к репродуктивным клеткам. Даже если мы признаем существование этого сродства, его происхождение и средства контроля остаются совершенно непонятными, если мы предположим, что оно возникло в

результате дифференциации всей колонии. К этому таинственному устройству должна быть добавлена неизвестная управляющая сила, чтобы упорядочить молекулы, поступающие в репродуктивную клетку, таким образом, чтобы их расположение соответствовало порядку, в котором они должны появиться как клетки в более поздний период. Короче говоря, мы теряемся в необоснованных гипотезах.

Хорошо известно, что Дарвин пытался объяснить феномен наследственности с помощью гипотезы, которая в значительной степени соответствует только что описанной. Если мы заменим молекулы геммулами, то получим фундаментальную идею предварительной гипотезы Дарвина о пангенезисе. Частицы чрезмерно малого размера постоянно выделяются из всех клеток организма; эти частицы накапливаются в репродуктивных клетках, и, следовательно, любое изменение, возникающее в организме в любое время его жизни, отражается в репродуктивной клетке^[40]. Дарвин полагал, что с помощью этого средства он сделал понятной передачу приобретенных признаков - концепцию, которую он считал необходимой для того, чтобы объяснить развитие видов. Он сам указал, что эта гипотеза была лишь предварительной и что она была лишь выражением непосредственного и ни в коем случае не удовлетворительного знания этих явлений.

Всегда опасно ссылаться на какую-то совершенно новую силу, чтобы понять явления, которые не могут быть легко объяснены силами, которые уже известны.

Я полагаю, что объяснение в данном случае может быть достигнуто путем обращения к известным силам, если мы предположим, что признаки, приобретенные (в истинном смысле этого термина) родителем, не могут проявиться в ходе развития потомства, но что все признаки, проявляемые последним, обусловлены первичными изменениями в зародыше.

Это предположение, очевидно, может быть сделано в отношении вышеупомянутой колонии с составляющими ее элементами, дифференцированными в соматические и репродуктивные клетки. Вполне возможно, что дифференцировка соматических клеток была вызвана в первую очередь не изменением их собственной структуры, а тем, что она была подготовлена изменениями в молекулярной структуре репродуктивной клетки, из которой возникла колония.

Общепринятая идея предполагает, что изменения внешних условий могут в связи с естественным отбором вызывать стойкие изменения в организме; и если принять эту точку зрения, она должна быть столь же верна для всех многоклеточных, как и для одноклеточных или гомогенных многоклеточных организмов. Предположим, что гипотетические колонии, которые сначала были полностью составлены из сходных клеток, должны были получить некоторые преимущества, если бы в ходе развития молекулы репродуктивных клеток, из которых возникла каждая колония, стали распределяться в образовавшемся организме неравномерно, существовала бы тенденция к увековечиванию такого изменения, где бы оно ни появлялось в результате индивидуальной изменчивости. В результате этого изменения колония больше не оставалась бы однородной, и ее клетки стали бы непохожими на первые из-за измененного расположения молекул в репродуктивных клетках. Ничто не мешает нам предположить, что в то же время природа части молекулы может претерпеть еще большее изменение, поскольку молекулы по своей природе сложны и могут разделяться или соединяться вместе.

Если, таким образом, репродуктивные клетки претерпели такие изменения, что могут образовывать гетерогенную колонию в результате непрерывного деления, то из этого следует,

что последующие поколения должны вести себя точно так же, поскольку каждое из них развивается из части репродуктивной клетки, из которой вышло предыдущее поколение, и состоит из того же репродуктивного вещества, что и последнее.

С этой точки зрения точный способ, которым мы предполагаем, что последующая дифференцировка колонии потенциально присутствует в репродуктивной клетке, приобретает сравнительно небольшое значение. Это может заключаться в другом расположении молекул, или в каком-то изменении химического состава, или это может быть вызвано обеими этими причинами вместе взятыми. Существенный момент заключается в том, что дифференцировка изначально была вызвана некоторыми изменениями в репродуктивных клетках, точно так же, как само это изменение вызывает все дифференцировки, которые появляются в онтогенезе всех видов в настоящее время. Никто не сомневается, что причину, по которой происходит та или иная форма сегментации или почему в конечном итоге появляется тот или иной вид, следует искать в конечной структуре репродуктивных клеток. И, на самом деле, молекулярная дифференциация и группирование, независимо от того, присутствуют ли они с самого начала или впервые появляются в ходе развития, играют роль, которую можно почти непосредственно наблюдать у определенных видов. Первая сегментационная борозда разделяет яйцеклетку таких видов на непрозрачную и прозрачную половины, или, как это часто бывает у медуз, на зернистый внешний слой и прозрачную центральную часть, соответствующие соответственно эктодерме и энтодерме, которые формируются в более поздний период. Такие ранние дифференцировки являются лишь видимыми доказательствами определенных чрезвычайно сложных молекулярных перестроек в клетках, и этот факт, по-видимому, указывает на то, что мы не можем быть слишком неправы, утверждая, что дифференцировки, которые появляются в ходе онтогенеза, зависят от химического и физического строения молекул в репродуктивной клетке.

При первом появлении самых ранних многоклеточных, упомянутых выше, только два типа клеток, соматические и репродуктивные, возникли в результате сегментации репродуктивной клетки. Сформированные таким образом репродуктивные клетки должны были обладать точно такой же молекулярной структурой, что и материнская репродуктивная клетка, и, следовательно, претерпевать точно такие же изменения в процессе развития. Мы можем легко представить, что все последующие стадии развития многоклеточных были вызваны теми же причинами, которые действовали в самый ранний период. Вариации в молекулярной структуре репродуктивных клеток продолжали бы появляться, и они были бы увеличены и стали постоянными посредством естественного отбора, когда их результаты в виде изменения определенных клеток в организме были бы выгодны для вида. Единственным условием, необходимым для передачи таких изменений, является то, что часть репродуктивного вещества (зародышевой плазмы) всегда должна оставаться неизменной во время сегментации и последующего наращивания организма, или, другими словами, что такое неизменное вещество должно проникать в организм и по истечении определенного периода времени вновь появляться в виде репродуктивных клеток. Только таким образом мы можем сделать до некоторой степени понятной передачу тех изменений, которые произошли в филогении вида; только так мы можем представить себе, каким образом первые соматические клетки постепенно увеличивались в количестве и сложности.

Только предположив, что эти изменения возникли в результате молекулярных изменений в репродуктивной клетке, мы можем понять, как репродуктивные клетки следующего поколения могут вызывать те же изменения в клетках, которые развились из них; и невозможно

представить какой-либо способ, которым может быть вызвана передача изменений, вызванных прямым воздействием внешних сил на соматические клетки^[41].

Часто ощущалась трудность или невозможность сделать передачу приобретенных признаков понятной с помощью обращения к какой-либо известной силе, но до сих пор никто не пытался подвергнуть сомнению само существование такой формы наследственности.

Этому есть две причины: во-первых, были зарегистрированы наблюдения, которые, по-видимому, доказывают существование такой передачи; и, во-вторых, казалось невозможным обойтись без предположения о передаче приобретенных признаков, потому что это всегда играло такую важную роль в объяснении трансформации видов.

Совершенно правильно откладывать объяснение и колебаться, прежде чем объявить предполагаемое явление невозможным, потому что мы не можем отнести его ни к одной из известных сил. Никто не может поверить, что мы знакомы со всеми силами природы. Но, с другой стороны, мы должны проявлять величайшую осторожность, имея дело с неизвестными силами; и должны быть представлены четкие и несомненные факты, доказывающие, что предполагаемые явления имеют реальное существование и что их принятие неизбежно.

Никогда не было доказано, что приобретенные признаки передаются, и никогда не было продемонстрировано, что без помощи такой передачи эволюция органического мира становится непонятной.

Наследование приобретенных признаков никогда не было доказано ни с помощью прямого наблюдения, ни с помощью эксперимента^[42]. Следует признать, что существуют многочисленные описания случаев, которые стремятся доказать, что такие увечья, как потеря пальцев, рубцы от ран и т.д., передаются по наследству потомству, но в этих описаниях предшествующая история неизменно неясна, и, следовательно, доказательства теряют всякую научную ценность.

В качестве типичного примера научной ценности таких случаев я могу упомянуть часто цитируемый случай с коровой, которая потеряла свой левый рог из-за нагноения, вызванного какой-то 'неизвестной причиной', и которая впоследствии произвела на свет двух телят с рудиментарным левым рогом в каждом случае. Но, как справедливо заметил Хенсен^[43], потеря коровьего рога могла возникнуть в результате врожденного порока развития, который, безусловно, передавался, но не носил приобретенного характера.

Единственными случаями, достойными научного обсуждения, являются хорошо известные эксперименты на морских свинках, проведенные французским физиологом Браун-Секаром. Но объяснение его результатов, на мой взгляд, открыто для обсуждения. В этих случаях мы имеем дело с очевидной передачей искусственно созданных пороков развития. Разделение важных нервов, или спинного мозга, или удаление частей головного мозга вызывали определенные симптомы, которые вновь появлялись у потомков изуродованных животных. Эпилепсия была вызвана разделением большого седалищного нерва; ухо деформировалось, когда был перерезан симпатический нерв в горле; а выпадение глазного яблока последовало за удалением определенной части мозга — ретиформных тел. Считалось, что все эти эффекты передаются потомкам вплоть до пятого или шестого поколения.

Но мы должны выяснить, действительно ли эти случаи обусловлены наследственностью, а не простой инфекцией. Во всяком случае, в случае эпилепсии легко представить, что может иметь место прохождение какого-то специфического организма через репродуктивные клетки, как в случае сифилиса. Однако мы совершенно ничего не знаем о природе первого заболевания. Это предложенное объяснение, возможно, неприменимо к другим случаям: но мы должны помнить, что животные, подвергшиеся таким серьезным операциям на нервной системе, перенесли сильный шок, и если они способны к размножению, вполне вероятно, что они произведут слабое потомство, которое легко поражается болезнями. Такой результат, однако, не объясняет, почему потомство должно страдать от того же заболевания, которое было искусственно вызвано у родителей. Но, по-видимому, это ни в коем случае не было неизменным случаем. Сам Браун-Секар говорит: "Изменения в глазах потомства носили весьма изменчивый характер и лишь изредка были в точности подобны тем, которые наблюдались у родителей".

Однако нет сомнений в том, что эти эксперименты требуют тщательного рассмотрения, но прежде чем они смогут претендовать на научное признание, они должны быть подвергнуты жесткой критике в отношении принятых мер предосторожности, количества и характера контрольных экспериментов и т.д.

До настоящего времени такие необходимые условия соблюдались недостаточно. Сами недавние эксперименты описаны лишь в кратких предварительных уведомлениях, которые в отношении их точности, возможности ошибки, принятых мер предосторожности и точной последовательности затронутых лиц не содержат данных, на которых может быть основано научное заключение. До публикации полной серии экспериментов мы должны сказать вместе с Дюбуа Реймоном^[44]: "Наследственная передача приобретенных признаков остается непонятной гипотезой, которая выводится только из фактов, которые она пытается объяснить".

Поэтому мы, естественно, задаемся вопросом, действительно ли гипотеза необходима для объяснения известных фактов.

На первый взгляд это, безусловно, кажется необходимым, и кажется опрометчивым пытаться обойтись без его помощи. Многие явления кажутся понятными только в том случае, если мы предполагаем наследственную передачу таких приобретенных признаков, как изменения, которые мы приписываем использованию или неиспользованию определенных органов или прямому влиянию климата. Более того, как мы можем объяснить инстинкт как наследственную привычку, если он не возник постепенно в результате накопления, посредством наследственности, привычек, которые практиковались в последующих поколениях?

Теперь я попытаюсь доказать, что даже эти случаи, поскольку они зависят от ясных и несомненных фактов, не заставляют нас принять предположение о передаче приобретенных признаков.

Кажется трудным и почти невозможным отрицать передачу приобретенных признаков, когда мы вспоминаем о влиянии, которое употребление и неиспользование оказывали на определенные особые органы. Хорошо известно, что Ламарк пытался объяснить структуру организма как почти полностью обусловленную только этим принципом. Согласно его теории, длинная шея жирафа возникла из-за постоянного вытягивания вслед за листьями деревьев, а перепонка между пальцами ног водоплавающей птицы - из-за разгибания пальцев в попытке противостоять как можно большей поверхности воды при плавании. Не может быть никаких сомнений в том, что те

мышцы, которые часто используются, увеличиваются в размере и силе, и что железы, которые часто вступают в действие, становятся больше, а не меньше, и что их функциональные возможности возрастают. Действительно, весь эффект, который упражнения оказывают на отдельные части тела, зависит от того факта, что часто используемые органы увеличивают свою силу. Этот вывод также относится к нервной системе, поскольку пианист, который молниеносно выполняет определенные заранее подготовленные, очень сложные и комбинированные движения мышц своих рук и пальцев, как указывал Дюбуа Реймон, тренирует не только мышцы, но и те ганглионарные центры мозга, которые определяют комбинацию мышечных движений. Другие функции мозга, такие как память, могут быть аналогичным образом увеличены и усилены физическими упражнениями, и вопрос, который необходимо решить, заключается в том, могут ли черты характера, приобретенные таким образом с помощью упражнений и практики, передаваться следующим поколениям. Теория Ламарка предполагает, что такая передача имеет место, поскольку без нее было бы невозможно накопление или усиление рассматриваемых признаков в результате их проявления в течение любого числа последовательных поколений.

Против этого мы можем возразить, что всякий раз, когда в ходе природы орган становится сильнее в результате физических упражнений, он должен обладать определенной степенью важности для жизни индивида, и когда это так, он становится объектом улучшения путем естественного отбора, поскольку только те особи, которые обладают органом в его наиболее совершенной форме, смогут их воспроизвести. Совершенство формы органа, однако, зависит не от количества упражнений, которым он подвергался в течение жизни организма, а в первую очередь и принципиальнее всего от того факта, что зародыш, из которого произошел индивид, был предрасположен к образованию совершенного органа. Увеличение, которого любой орган может достичь с помощью упражнений в течение одной жизни, ограничено определенными пределами, которые сами по себе определяются первичными тенденциями данного органа. Мы не можем чрезмерным питанием превратить зародыш гиганта в карлика; мы не можем с помощью упражнений превратить мышцы человека, обреченного быть слабым, в мускулы Геркулеса, или мозг обреченного дурака - в мозг Лейбница или Канта, посредством интенсивного мышления. При том же количестве упражнений орган, которому суждено быть сильным, достигнет более высокой степени функциональной активности, чем тот, которому суждено быть слабым. Следовательно, естественный отбор, уничтожая наименее приспособленных особей, уничтожает и тех, которые с самого зародыша были слабо расположены. Таким образом, результат физических упражнений в течение индивидуальной жизни не приобретает столь большого значения, поскольку, по сравнению с различиями в предрасположенности, количество физических упражнений, которым подвергаются все особи вида, становится относительно одинаковым. Увеличение органа в течение поколений зависит не от суммы упражнений, выполненных в течение одной жизни, а от суммы более благоприятных предрасположенностей в зародыше.

Критикуя эти аргументы, можно поставить под сомнение, действительно ли отдельные особи вида, претерпевающей модификацию, упражняются таким же образом и в одинаковой степени. Но рассмотрение конкретного примера ясно показывает, что так и должно быть. Когда дикая утка стала одомашненной и поселилась во дворе фермы, все особи были вынуждены ходить и стоять больше, чем они делали раньше, и соответственно в большей степени использовались мышцы ног. То же самое происходит и в диком состоянии, когда любое изменение условий жизни вынуждает более широко использовать тот или иной орган. Ни один человек не сможет

полностью избежать этого дополнительного использования, и каждый будет стремиться приспособиться к новым условиям в соответствии со своими возможностями. Величина этой силы зависит от предрасположенности зародыша; и естественный отбор, хотя он, по-видимому, выбирает особей различной степени силы, на самом деле действует на более сильные и более слабые зародыши.

Но сами выводы, которые были сделаны из повышения активности, вызванного физическими упражнениями, также должны быть сделаны из примеров атрофии или дегенерации, возникающих в результате неиспользования органов.

Дарвин давно обратил внимание на тот факт, что дегенерация органа может при определенных обстоятельствах быть полезной для вида. Например, он впервые доказал на примере Мадейры, что потеря крыльев может быть выгодна многим жукам, обитающим на океанических островах. Особи с несовершенными развитыми или атрофированными крыльями имеют преимущество, потому что их не уносит в море частыми ветрами. Маленькие глаза, спрятанные в меху, которыми обладают кроты и другие подземные млекопитающие, могут быть аналогичным образом объяснены с помощью естественного отбора. Точно так же полное исчезновение конечностей у змей, очевидно, является реальным преимуществом для животных, которые ползают по узким норам и расщелинам; а дегенерация крыльев у страуса и пингвина частично объясняется благоприятной модификацией органа полета в орган для удара по воздуху или воде соответственно.

Но когда дегенерация вышедших из употребления органов не приносит никакой пользы индивидууму, объяснение становится менее простым. Таким образом, мы обнаруживаем, что глаза животных, обитающих в темных пещерах (таких как насекомые, крабы, рыбы, амфибии и т.д.), подверглись дегенерации; однако это вряд ли может принести животным прямую пользу, поскольку они могли бы с таким же успехом жить в темноте с хорошо развитыми глазами. Но здесь мы сталкиваемся с очень важным аспектом естественного отбора, а именно. проявляемая им сила сохранения. Выживание наиболее приспособленных не только отбирает лучших, но и поддерживает его^[45]. Борьба за существование не прекращается с образованием нового специфического типа или с каким-либо совершенным приспособлением к внешним или внутренним условиям жизни, но, напротив, становится еще более суровой, так что самые незначительные различия в структуре определяют вопрос между жизнью и смертью.

Самым острым зрением, которым обладают птицы, обладают хищные птицы, но если бы одна из них появилась на свет со зрением несколько ниже среднего в этом отношении, она не смогла бы в долгосрочной перспективе избежать смерти от голода, потому что всегда была бы в невыгодном положении по сравнению с другими.

Следовательно, острое зрение этих птиц поддерживается посредством продолжающегося действия естественного отбора, в результате которого особи с самым слабым зрением постоянно истребляются. Но все это сразу изменилось бы, если бы хищная птица определенного вида была вынуждена жить в абсолютной темноте. Качество глаз тогда было бы несущественным, поскольку это не могло бы иметь никакого значения для существования индивида или сохранения вида. Острое зрение, возможно, могло бы передаваться из поколения в поколение; но когда время от времени возникают более слабые глаза, они также передаются, поскольку даже очень близорукие или несовершенные глаза не доставляют неудобств своему владельцу. Следовательно, при постоянном скрещивании особей с самыми

различными степенями совершенства в этом отношении средний уровень совершенства постепенно снижался бы по сравнению с точкой, достигнутой до того, как вид жил в темноте.

В настоящее время мы не знаем ни одной птицы, живущей в полной темноте, и маловероятно, что такая птица когда-либо будет найдена; но мы знакомы со слепыми рыбами и амфибиями, и у них глаза, это правда, присутствуют, но они маленькие и скрыты под кожей. Я думаю, что трудно согласовать факты этого случая с общепринятой теорией о том, что глаза этих животных просто выродились из-за неиспользования. Если бы неиспользование могло привести к полной атрофии органа, то из этого следует, что все следы его были бы стерты. Мы знаем, что на самом деле орган обоняния лягушки полностью дегенерирует, когда разделяется обонятельный нерв; и что сильная дегенерация глаза может быть вызвана искусственным разрушением зрительного центра в головном мозге. Следовательно, поскольку последствия неиспользования столь поразительны в течение одной жизни, мы, безусловно, должны ожидать, что, если такие последствия могут передаваться, у вида, живущего в темноте, вскоре исчезнут все следы глаза.

Пещеры в Карниоле и Каринтии, в которых обитают слепой *протей* и множество других слепых животных, геологически относятся к юрской формации; и хотя мы точно не знаем, когда, например, *Протей* впервые вошел в них, низкая организация этой амфибии определенно указывает на то, что она находилась там в течение очень длительного периода времени и что тысячи поколений этого вида сменяли друг друга в пещерах.

Следовательно, нет причин удивляться тому, до какой степени дегенерация глаза уже произошла у *Протея*; даже если мы предположим, что это просто связано с прекращением сохраняющего влияния естественного отбора.

Но нет необходимости полагаться только на это предположение, поскольку, когда бесполезный орган дегенерирует, существуют и другие факторы, требующие рассмотрения, а именно, более высокое развитие других органов, которые компенсируют потерю дегенерирующей структуры, или увеличение размеров соседних частей. Если эти новейшие разработки приносят пользу виду, они, в конце концов, приходят на смену органу, который естественный отбор не смог сохранить на стадии наивысшего совершенства.

Во-первых, наиболее важную роль играет определенная форма корреляции, которую Рю^[46] называет "борьбой частей в организме". Случаи атрофии после неиспользования, по-видимому, всегда сопровождаются соответствующим увеличением других органов: слепые животные всегда обладают очень сильно развитыми органами осязания, слуха и обоняния, а дегенерация мышц крыльев страуса сопровождается значительным увеличением силы мышц ног. Если среднее количество пищи, которое животное может усваивать каждый день, остается постоянным в течение значительного времени, из этого следует, что сильный приток к одному органу должен сопровождаться оттоком из других, и эта тенденция будет возрастать от поколения к поколению пропорционально развитию растущего органа, которому естественный отбор благоприятствует в усилении кровоснабжения и т.д.; В то время как действие естественного отбора также определило орган, который может перенести соответствующую потерю без ущерба для организма в целом.

Без действия естественного отбора на разных особей борьба между органами одной особи была бы неспособна вызвать в зародыше предрасположенность к дегенерации или неразвитию бесполезного органа, и это могло бы только ограничить и ухудшить развитие органа в течение

жизни особи. Следовательно, если бы приобретенные признаки не передавались, предрасположенность к развитию такого органа присутствовала бы в той же степени в каждом последующем поколении, хотя реализация была бы менее совершенной. Полное исчезновение рудиментарного органа может произойти только в результате действия естественного отбора; этот принцип приведет к его уничтожению, поскольку исчезающая структура заменит другие полезные и важные органы и обеспечит их питанием. Следовательно, процесс естественного отбора имеет тенденцию полностью устранять первое. Таким образом, предрасположенность к более слабому развитию органа является благоприятной, и есть все основания полагать, что преимущества будут продолжаться и что, следовательно, процессы естественного отбора будут продолжать действовать до тех пор, пока зародыш полностью не утратит всякую тенденцию к развитию рассматриваемого органа. Чрезвычайную медлительность, с которой протекает этот процесс, и необычайную стойкость рудиментарных органов, по крайней мере у эмбриона, вместе с их постепенным, но в конце концов полным исчезновением, можно ясно видеть на конечностях некоторых позвоночных и членистоногих. У слепых червей нет конечностей, но рудиментарный плечевой пояс присутствует близко под кожей, и совсем недавно был установлен интересный факт^[47], что передние конечности присутствуют у эмбриона в виде коротких обрубков, которые полностью исчезают на более поздней стадии. У большинства змей все следы конечностей утрачены у взрослой особи, но мы еще не знаем наверняка, отсутствуют ли они и у эмбриона. Я мог бы далее упомянуть очень разные стадии дегенерации, наблюдаемые в конечностях различных саламандр; и передние конечности *гесперорниса* — замечательной зубастой птицы из меловых пород, — которая, согласно Маршу^[48], состоит только из очень тонкой и относительно небольшой плечевой кости, которая, вероятно, была скрыта под кожей. Водяные блохи (*Daphnidae*) обладают в эмбриональном состоянии тремя полными и почти равными парами челюстей, но две из них полностью исчезают и не развиваются в челюсти ни у одного вида. Точно так же эмбрион похожей на личинку безногой личинки пчел и ос обладает тремя парами наследственных конечностей.

Однако бывают случаи, когда, по-видимому, приобретенные вариации признаков передаются без участия естественного отбора, играющего какую-либо активную роль в изменении. Такой случай возможен из-за близорукости, столь распространенной в цивилизованных нациях.

В некоторых случаях это заболевание, безусловно, является наследственным, и его вполне можно было объяснить как пример передачи приобретенных изменений. Утверждалось, что приобретенная близорукость может в незначительной степени передаваться по наследству, и что каждое последующее поколение развивало новую степень заболевания из-за привычки держать в руках книги и т.д. близко к глазам, так что врожденная предрасположенность к близорукости постоянно накапливается.

Но мы должны помнить, что вариации рефракции человеческого глаза долгое время были независимы от сохраняющегося контроля естественного отбора. В борьбе за существование слепой человек, несомненно, исчез бы раньше тех, кто наделен зрением, но близорукость никому не мешает зарабатывать на жизнь.

Близорукая рысь, ястреб или газель или даже близорукий индеец были бы уничтожены естественным отбором, но близорукий европеец высшего класса без труда зарабатывает себе на хлеб.

Колебания в обе стороны от среднего значения, которые мы называем миопией и гиперметропией, происходят таким же образом и обусловлены теми же причинами, что и те, которые приводят к дегенерации глаз пещерных животных. Поэтому, если мы нередко встречаемся с семьями, в которых близорукость является наследственной, такие результаты могут быть объяснены передачей случайной предрасположенности со стороны микроба, а не передачей приобретенной близорукости. Очень большая часть близоруких людей вовсе не обязаны своим недугом наследственности, а приобрели его сами; ибо нет никаких сомнений в том, что нормальный глаз может стать миопичным в течение жизни в результате постоянного разглядывания объектов с очень короткого расстояния, даже если не будет доказано наличие наследственной предрасположенности к этому заболеванию. Такое изменение, конечно, проявилось бы легче, если бы имела также соответствующая предрасположенность со стороны глаза. Но я бы объяснил эту широко распространенную предрасположенность к миопии не передачей приобретенной близорукости, а большей изменчивостью глаза, которая неизбежно является результатом прекращения контролирующего влияния естественного отбора.

Это прекращение сохраняющего влияния естественного отбора может быть названо *Панмиксией*, поскольку все особи могут воспроизводить себя и, таким образом, накладывать отпечаток своих признаков на вид, а не только те, которые являются наиболее приспособленными во всех отношениях или в отношении какого-либо отдельного органа. По моему мнению, большее количество тех вариаций, которые обычно приписываются прямому влиянию внешних условий жизни, следует приписать панмиксии. Например, большая изменчивость большинства домашних животных существенно зависит от этого принципа.

Гусь или утка должны обладать сильными способностями к полету в естественном состоянии, но эти способности больше не нужны для добывания пищи, когда их приносят на птичий двор, так что жесткий отбор особей с хорошо развитыми крыльями среди их потомства сразу же прекращается. Следовательно, в течение поколений неизбежно должно произойти ухудшение летательных органов, и другие члены и органы птицы будут затронуты аналогичным образом.

Этот пример очень ясно указывает на то, что дегенерация органа не зависит от его неиспользования; ибо, хотя наши домашние птицы очень редко пользуются своими крыльями, летательные мышцы не исчезли и, по крайней мере, у гусыни, по-видимому, не подверглись какой-либо заметной дегенерации.

Многочисленные и точные наблюдения, проведенные Дарвином над весом и размерами костей домашних птиц, кажутся мне имеющими значение, превосходящее то, которое он им приписывал.

Если вес костей крыльев домашней утки находится в меньшей пропорции к весу костей ног, чем у дикой утки, и если, как справедливо предполагает Дарвин, это зависит не только от уменьшения крыльев, но также и от увеличения ног, то из этого никоим образом не следует, что это последнее увеличение органов, которые в настоящее время используются чаще, зависит только от наследственных влияний.

Вполне возможно, что это зависит, с одной стороны, от приостановки естественного отбора, или панмиксии (и эти эффекты будут передаваться), а с другой стороны, от прямого влияния увеличения потребления в течение одной жизни. Мы пока не знаем с какой-либо точностью,

сколько изменений может произойти в результате более активного использования в течение одной жизни. Если требуется доказать, что использование и неиспользование вызывают наследственные эффекты без помощи естественного отбора, необходимо будет одомашнить диких животных (например, дику утку) и сохранить все их потомство, таким образом исключив действие естественного отбора. Если тогда все особи второго, третьего, четвертого и более поздних поколений этих ручных уток обладают идентичными вариациями, которые увеличиваются от поколения к поколению, и если природа этих изменений доказывает, что они должны были быть вызваны эффектом использования или неиспользования, тогда, возможно, можно допустить передачу таких эффектов; но всегда следует помнить, что само одомашнивание влияет на организм не только прямо, но и косвенно, посредством увеличения изменчивости в результате приостановки естественного отбора. Такие эксперименты еще не проводились достаточно подробно^[49].

Обычно считается, что происхождение и изменение инстинктов также зависят от тренировки определенных групп мышц и нервов в течение одной жизни; и что постепенное улучшение, которое, таким образом, вызывается практикой, накапливается в результате наследственной передачи. Я полагаю, что это совершенно ошибочный взгляд, и я придерживаюсь мнения, что все инстинкты полностью обусловлены действием естественного отбора и основаны не на унаследованном опыте, а на вариациях зародыша.

Почему, например, инстинкт убегать от врагов не должен был возникнуть в результате выживания тех особей, которые от природы робки и легко пугаются, вместе с истреблением тех, которые неосторожны? В противовес этому объяснению можно возразить, что птицы необитаемых островов, которые поначалу не пугаются человека, через несколько поколений приобретают инстинктивный страх перед ним, инстинкт, который не мог возникнуть за столь короткое время посредством естественного отбора. Но в данном случае мы действительно имеем дело с возникновением нового инстинкта или только с добавлением одного нового восприятия ("Wahrnehmung", Шнайдер)^[50], того же рода, что и те, которые побуждают к инстинкту бегства — инстинкту, который был ранее развит в прошлые века, но никогда не вызывался человеком? Опять же, установил ли кто-нибудь, пугаются ли молодые птицы второго или третьего поколения человека? Не может ли быть так, что опыт одной жизни играет большую роль в возникновении привычки? Со своей стороны, я склонен полагать, что привычка летать у человека вырабатывается в первом поколении, которое встречает его как врага^[51]. Мы видим, какой настороженной становится стая птиц, как только по ним было сделано несколько выстрелов, и все же незадолго до этого случая они, возможно, неосторожно играли рядом со спортсменами. Интеллект играет значительную роль в жизни птиц, и из этого никоим образом не следует, что передача индивидуальных привычек объясняет вышеупомянутые явления. Вполне возможно, что длительное действие естественного отбора было необходимо, прежде чем восприятие человека смогло пробудить инстинкт бегства у молодых, неопытных птиц. К сожалению, наблюдения по этим пунктам слишком неопределенны, чтобы мы могли делать выводы.

Снова часто цитируемый пример с молодым пойнтером, 'который, необученный и без какого-либо примера, которому можно было бы подражать, указал на ящерицу в субтропических джунглях, точно так же, как многие из его предков указывали на куро́патов на равнине Сен-Дени', и который, не зная эффекта выстрела, с лаем бросился вперед при первом же выстреле, чтобы привлечь дичь. Такое поведение следует приписывать не наследованию какой-либо

ментальной картины, такой как эффект выстрела, а наследованию определенного рефлекторного механизма. Молодой пойнтер бросается вперед при выстреле не потому, что он унаследовал от своих предков определенную ассоциацию идей — выстрел и дичь, — а потому, что он унаследовал рефлекторный механизм, который побуждает его бросаться вперед, услышав выстрел. Мы пока не можем определить без дополнительных экспериментов, как возник такой импульс, обусловленный восприятием ("Wahrnehmungstrieb", Schneider); но, на мой взгляд, почти немыслимо, чтобы искусственное размножение не имело к этому никакого отношения; и что мы здесь имеем дело не с наследованием результатов обучения, а с некоторой предрасположенностью со стороны зародыша, которая была усилена искусственным отбором.

Необходимость чрезвычайной осторожности при обращении к предполагаемым наследственным эффектам употребления хорошо показана на примере тех многочисленных инстинктов, которые проявляются только раз в жизни и которые, следовательно, не поддаются улучшению практикой. Пчелиная матка совершает свой брачный полет только один раз, и все же как многочисленны и сложны инстинкты и рефлекторные механизмы, которые вступают в игру в этом случае. Опять же, у многих насекомых откладывание яиц происходит всего один раз в жизни, и все же такие насекомые всегда выполняют необходимые условия с неизменной точностью, либо просто бросая яйца в воду, либо тщательно фиксируя их на поверхности земли под каким-нибудь камнем, либо откладывая их на определенную часть растения определенного вида; и во всех этих случаях выполняются самые сложные действия. Поистине удивительно наблюдать, как одна из *цинипид* (*Rhodites rosae*) откладывает яйца в ткани молодого бутона. Сначала она внимательно осматривает бутон со всех сторон и ощупывает его лапками и усиками. Затем она медленно засовывает свой длинный яйцеклад между плотно свернутыми листьями бутона, но если он не достигает точно нужного места, она вытаскивает и снова засовывает его много раз, пока, наконец, когда подходящее место не будет найдено, она не будет медленно углубляться в самый центр бутона, так что яйцо достигнет именно того места, где существуют только необходимые условия для его развития.

Но каждый *цинип* откладывает яйца много раз, и можно утверждать, что практика, возможно, привела к улучшению в этом случае; однако на самом деле мы не можем ожидать значительного улучшения в процессе, который повторяется, возможно, дюжину раз, через короткие промежутки времени и который имеет такую чрезмерно сложную природу.

То же самое происходит и с отложением яиц у большинства насекомых. Как практика могла оказать какое—либо влияние на возникновение инстинкта, который побуждает одну из наших бабочек — (*Ванессу левану*) - откладывать зеленые яйца гусеницами, которые свободно выступают из стебля или листа, так что защита обеспечивается их близким сходством с цветочными бутонами жгучей крапивы, которая является пищевым растением их гусениц?

Конечно, бабочка не осознает преимущества, которое вытекает из такого поступка; интеллект не играет никакой роли в этом процессе. Вся операция зависит от определенных врожденных анатомических и физиологических особенностей: —от строения завязи и яйцеводов, от одновременного созревания определенного количества яиц и от определенных очень сложных рефлекторных механизмов, которые заставляют бабочку откладывать яйца на определенные части определенных растений. Шнайдер, безусловно, прав, когда утверждает, что этот механизм запускается ощущением, возникающим при восприятии (будь то зрением или

обонянием, или обоими вместе) конкретного растения или части растения, на которые должны быть отложены яйца^[52]. Во всяком случае, в таких случаях мы не можем апеллировать к эффектам постоянного использования и передачи приобретенных признаков в качестве объяснения; и происхождение импульса может быть понято только как результат процесса естественного отбора.

Защитные коконы, которыми окружены куколки многих насекомых, также принадлежат к той же категории, и об улучшении их практическим путем не может быть и речи, поскольку они сооружаются только один раз в течение жизни. И все же эти коконы часто удивительно сложны: подумайте, например, о коконе, который прядет гусеница императорской моли (*Saturnia carpinī*), который настолько прочен, что его с трудом можно разорвать, и который моль не смогла бы покинуть, если бы для этой цели не было предусмотрено отверстие; в то время как, с другой стороны, куколка не была бы защищена от врагов, если бы отверстие не было снабжено кругом из заостренных щетинок, сходящихся наружу по принципу горшка для омаров, так что моль может легко выйти, хотя враг не может этого сделать. войдите. Импульс, ведущий к созданию такой структуры, мог возникнуть только в результате действия естественного отбора — конечно, не в течение истории отдельного вида, а в ходе развития многочисленных последовательных видов — путем постепенных и непрестанных улучшений на начальных стадиях построения кокона. В настоящее время существует ряд видов, у которых коконы могут быть расположены целыми сериями, постепенно становясь все менее и менее сложными, от описанного выше, вплоть до неплотно сконструированного сферического футляра, в котором содержится куколка.

Кокон, который прядет личинка *Saturnia carpinī*, лишь немногим отличается по сложности от паутины паука, и если первый сооружен без помощи опыта отдельной особи — а это, безусловно, следует признать, — то из этого следует, что последний также может быть сооружен без помощи опыта, в то время как нет ни причины, ни необходимости ссылаться на совершенно недоказанную передачу приобретенного навыка для объяснения этой и тысячи других операций.

Могут возразить, что у человека, в дополнение к инстинктам, присущим каждому индивиду, обнаруживаются также особые индивидуальные предрасположенности такой природы, что невозможно, чтобы они могли возникнуть в результате индивидуальных вариаций зародыша. С другой стороны, эти предрасположенности, которые мы называем талантами, не могли возникнуть в результате естественного отбора, потому что жизнь никоим образом не зависит от их наличия, и, по-видимому, нет способа объяснить их происхождение, кроме как предположением о сумме навыков, достигнутых в результате упражнений в течение каждой отдельной жизни. Таким образом, в данном случае мы, на первый взгляд, вынуждены согласиться с передачей приобретенных символов.

Теперь нельзя отрицать, что все предрасположенности могут быть улучшены практикой в течение жизни - и, по правде говоря, улучшены очень заметно. Если бы мы могли объяснить существование большого таланта, такого как, например, дар к музыке, живописи, скульптуре или математике, как обусловленный наличием или отсутствием особого органа в мозге, из этого следует, что мы могли бы понять его происхождение и увеличение (исключая естественный отбор) только путем накопления, благодаря передаче результатов практики через ряд поколений. Но таланты не зависят от обладания особыми органами в мозге. Это не простые ментальные предрасположенности, а комбинации многих предрасположенностей, и часто

самой сложной природы: они зависят от определенной степени раздражительности и способности легко передавать импульсы по нервным путям мозга, а также от особого развития отдельных частей мозга. На мой взгляд, нет абсолютно никаких достоверных доказательств того, что таланты совершенствовались путем их применения на протяжении долгого ряда поколений. Семья Баха показывает, что музыкальный талант, а семья Бернулли - математические способности, могут передаваться из поколения в поколение, но это ничему нас не учит относительно происхождения таких талантов. В обеих семьях признак высокого уровня одаренности находится не в конце ряда поколений, как это должно быть, если передаются результаты практики, а в середине. Опять же, таланты часто проявляются у какого-нибудь отдельного члена семьи, который ранее не выделялся.

Гаусс не был сыном математика; отец Генделя был хирургом, о музыкальных способностях которого ничего не известно; Тициан был сыном, а также племянником юриста, в то время как он и его брат, Франческо Вечеллио, были первыми художниками в семье, которая произвела на свет еще семь художников с убывающими талантами. Эти факты, однако, не доказывают, что состояние нервных путей и центров мозга, которые определяют специфический талант, впервые проявилось у этих людей: соответствующее состояние, несомненно, существовало ранее у их родителей, хотя и не получило выраженности. Они доказывают, как мне кажется, что высокая степень одаренности в особом направлении, которую мы называем талантом, не могла возникнуть на основе опыта предыдущих поколений, то есть путем тренировки мозга в том же специфическом направлении.

Мне кажется, что талант заключается в счастливом сочетании исключительно высоких дарований, развитых в одном особом направлении. В настоящее время, конечно, невозможно понять физиологические условия, которые делают возможным возникновение таких комбинаций, но весьма вероятно, что большую роль в этом играет пересечение психических предрасположенностей родителей. Это было превосходно и лаконично выражено Гете при описании его собственных характеристик —

Vom Vater hab' ich die Statur

Des Lebens ernstes Führen,

Vom Mütterchen die Frohnatur

Die Lust zum Fabuliren, etc.

Сочетание талантов, часто встречающееся у одного человека, и появление различных замечательных талантов в различных ветвях одной и той же семьи указывают на то, что таланты - это всего лишь особые сочетания определенных высокоразвитых психических склонностей, которые обнаруживаются в каждом мозге. Многие художники были замечательными музыкантами, и мы очень часто обнаруживаем, что оба этих таланта развиты в меньшей степени у одного человека. В семье Фейербахов мы находим выдающегося юриста, замечательного философа и очень талантливого художника; а среди Мендельсонов есть как философ, так и музыкант.

Внезапное и в то же время широко распространенное проявление определенного таланта в соответствии с общим интеллектуальным возбуждением определенной эпохи указывает в том же направлении. Сколько поэтов возникло в Германии в период подъема настроений, который ознаменовал конец прошлого столетия, и как полностью все поэтические дары, кажется, исчезли во время Тридцатилетней войны. Как многочисленны были философы, появившиеся в эпоху, пришедшую на смену Канту; в то время как весь философский талант, казалось, покинул немецкую нацию во время господства антагонистической "точной науки" с ее презрением к спекуляции.

Везде, где основываются академии, Шванталеры, Дефреггеры и Ленбахи выходят из масс, которые долгое время не проявляли никаких признаков художественной одаренности^[53]. В наши дни есть много ученых, которые, живи они во времена Бюргера, Уланда или Шеллинга, вероятно, были бы поэтами или философами. И человек науки также не может обойтись без той ментальной предрасположенности, направленной определенным образом, которую мы называем талантом, хотя конкретная ее часть может быть не столь очевидной: мы можем, действительно, пойти дальше и утверждать, что физик и химик характеризуются сочетанием ментальных предрасположенностей, которые отличаются от таковых у ботаника и зоолога. Тем не менее, человек не рождается физиком или ботаником, и в большинстве случаев только случай определяет, будут ли его способности развиты в том или ином направлении.

Лессинг задается вопросом, был бы Рафаэль менее выдающимся художником, если бы родился без рук: мы могли бы также спросить, не был ли бы он таким же великим музыкантом, как художником, если бы вместо того, чтобы жить во время исторического расцвета живописи, он жил под благоприятным личным влиянием во времена высокоразвитого и широко распространенного музыкального гения. Великий художник - это всегда великий человек, и если он считает, что выход для своего таланта закрыт с одной стороны, он пробивает себе дорогу с другой.

Из всех этих примеров я хочу показать, что, по моему мнению, таланты, по-видимому, не зависят от улучшения каких-либо особых умственных качеств путем постоянной практики, но они являются выражением и в определенной степени побочным продуктом человеческого разума, который так высоко развит во всех направлениях.

Но если кто-нибудь спросит, не зависит ли это высокое умственное развитие, приобретенное в ходе бесчисленных поколений людей, от наследственных последствий использования, я бы напомнил ему, что человеческий интеллект в целом является главным средством и главным оружием, которое служило и продолжает служить человеческому виду в борьбе за существование^[54]. Даже при нынешнем состоянии цивилизации, искаженном многочисленными искусственными посягательствами и неестественными условиями, уровень интеллекта, которым обладает индивид, в основном определяет выбор между разрушением и жизнью; и в естественном состоянии или, еще лучше, в состоянии низкой цивилизации этот результат еще более поразителен.

Следовательно, здесь мы снова сталкиваемся с последствиями естественного отбора, и этой силе мы должны приписать, во всяком случае, большую часть явлений, которые мы обсуждали, и нельзя показать, что — в дополнение к ее действию — передача признаков, приобретенных практикой, играет какую-либо роль в природе.

Я знаю только об одном классе изменений в организме, который с трудом объясняется предположением об изменениях в зародыше; это модификации, которые появляются как прямое следствие некоторых изменений в окружающей среде. Но наши знания по этому вопросу все еще весьма несовершенны, и мы не знаем фактов с достаточной точностью, чтобы вынести окончательный вердикт относительно причины таких изменений: и по этой причине я не предлагаю рассматривать этот вопрос подробно.

Эти изменения — такие, например, как вызванные необычным климатом, — всегда рассматривались в предположении, что они передаются и усиливаются от поколения к поколению, и по этой причине наблюдения не всегда достаточно точны. Трудно сказать, не изменил ли изменившийся климат сначала зародыш, и если бы это было так, накопление эффектов под действием наследственности не представляло бы никаких трудностей. Например, хорошо известно, что повышенное питание не только заставляет растение расти пышнее, но и изменяет его каким-то особым образом, и было бы действительно замечательно, если бы семена не были также крупнее и лучше снабжались питательным материалом. Если усиленное питание повторится в следующем поколении, то по крайней мере возможно дальнейшее увеличение размера семени, пышности растения и всех других изменений, которые последуют за этим, если это не является необходимостью. Но это было бы не примером передачи приобретенных признаков, а лишь следствием прямого воздействия на зародышевые клетки и лучшего питания во время роста.

Аналогичная интерпретация объясняет обратное изменение. Когда на Фолклендские острова завозят лошадей нормального размера, следующее поколение оказывается меньше из-за плохого питания и влажного климата, и через несколько поколений они заметно ухудшаются. В таком случае нам остается только предположить, что неблагоприятный климат и недостаточный для лошадей корм влияют не только на животное в целом, но и на его зародышевые клетки. Это привело бы к уменьшению размеров зародышевых клеток, воздействие на потомство было бы еще более усилено недостаточным питанием, поступающим во время роста. Но такие результаты не зависели бы от передачи зародышевыми клетками определенных особенностей, обусловленных неблагоприятным климатом, которые проявляются только у взрослой лошади.

Следует признать, что существуют случаи, такие как климатические разновидности некоторых бабочек, которые вызывают некоторые трудности против этого объяснения. Я сам несколько лет назад экспериментально исследовал один такой случай^[55], и даже сейчас я не могу объяснить факты иначе, чем предположив пассивное приобретение признаков, вызванных прямым влиянием климата.

Однако следует помнить, что мои эксперименты, которые были повторены на нескольких американских видах Х. У. Эдвардсом с результатами, подтверждающими мои собственные во всех существенных отношениях, были предприняты не с целью изучения вопроса только с этой точки зрения. Потребуется новые эксперименты при различных условиях, чтобы получить истинное объяснение этого аспекта вопроса; и я уже начал их проводить.

Оставляя на время в стороне эти сомнительные и недостаточно исследованные случаи, мы все же можем утверждать, что предположение о том, что изменения, вызванные внешними условиями в организме в целом, передаются зародышевым клеткам способом, указанным в гипотезе Дарвина о пангенезисе, совершенно не нужно для объяснения этих явлений. Тем не менее, мы не можем исключить возможность случайной передачи, поскольку, даже если

большую часть эффектов следует приписать естественному отбору, в определенных случаях может быть меньшая часть, которая зависит от этого исключительного фактора.

Полное и удовлетворительное опровержение такого мнения в настоящее время невозможно: мы можем только указать, что такое предположение вводит новые и совершенно неясные силы и что существуют бесчисленные случаи, в которых мы, безусловно, можем исключить всякую помощь в передаче приобретенных признаков. В большинстве случаев изменения окраски у нас нет другого объяснения, кроме выживания наиболее приспособленного^[56], и то же самое справедливо для всех изменений формы, на которые не может повлиять воля животного. Очень многочисленные приспособления, такие, например, какие встречаются в яйцах животных, — отметины и придатки, скрывающие их от врагов, сложные покровы, предохраняющие их от высыхания или защищающие от вредного воздействия холода, — все это, должно быть, возникло совершенно независимо от какого-либо волеизъявления или от каких-либо сознательных или бессознательных действий со стороны животных. Я не буду упоминать здесь случай с растениями, которые, как всем известно, бессознательны, поскольку они находятся за пределами моей компетенции. В этом вопросе не может быть и речи об адаптации, зависящей от борьбы между различными частями организма (Рy)^[57]. Естественный отбор не может воздействовать на различные эпителиальные клетки, которые выделяют яйцевую скорлупу *Ари*, поскольку для животного, выделяющего яйцевую скорлупу, не имеет значения, хорошая или плохая скорлупа образуется. Естественный отбор сначала действует среди потомства, и яйцо со скорлупой, неспособной противостоять холоду или засухе, уничтожается. Отбираются не разные клетки одного и того же индивидуума, а сами разные индивидуумы.

Во всех таких случаях у нас нет другого объяснения, кроме действия естественного отбора, и если мы не можем принять это, мы можем с таким же успехом отказаться от любых попыток естественного объяснения. Но, на мой взгляд, нет никаких причин, по которым естественный отбор следует считать неадекватным этой задаче. Верно, что в последнее время выдвигалось возражение, что нелегко, чтобы все замечательные приспособления организма к окружающей среде могли возникнуть в результате отбора особей; и что для этой цели потребовалось бы бесконечное число особей и бесконечное время; и подчеркивается тот факт, что желаемые полезные изменения могут возникать только поодиночке и очень редко среди большого числа особей.

Это последнее возражение против современной концепции естественного отбора, по-видимому, имеет некоторый вес, поскольку на самом деле полезные вариации заметного вида появляются редко и часто полностью отсутствуют в течение многих поколений. Если мы ожидаем обнаружить, что качественные изменения происходят внезапными скачками, мы никогда не сможем избежать этой трудности. Но, я думаю, мы не должны искать бросающихся в глаза вариаций — таких, какие встречаются среди одомашненных животных и растений, — в процессе эволюции видов, происходящей в природе. Естественный отбор имеет дело не с качественными, а с количественными изменениями в особи, и последние присутствуют всегда.

Простой пример прояснит это. Предположим, что некоторым видам — например, предкам жирафа — было выгодно удлинить какую-либо часть тела, такую как шея: этот результат мог быть получен за относительно короткое время, поскольку представители данного вида уже обладали шеями различной длины, а вариации, составляющие материал для естественного отбора, уже существовали. Теперь все органы каждого вида различаются по размеру, и любой

из них будет подвергаться постоянному и прогрессивному увеличению, как только он приобретет исключительную полезность. Но не только орган будет колебаться в целом, но и составляющие его части будут становиться больше или меньше при данных условиях, увеличиваться или уменьшаться под действием естественного отбора. Я считаю, что качественные вариации всегда зависят от различий в размере и количестве составных частей целого. Кожа кажется голой, когда на самом деле она покрыта множеством мелких волосков: если они становятся крупнее и их количество увеличивается, образуется толстый покров, и мы говорим, что кожа шерстистая. Точно так же кожа многих червей иракообразных внешне бесцветна, но микроскоп выявляет наличие ряда красивых пигментных пятен; и только после того, как они значительно увеличатся, кожа становится цветной невооруженным глазом. Наличие или отсутствие цвета и его качество при наличии зависят здесь от количества мельчайших частиц и от расстояния, с которого наблюдается рассматриваемый объект. Опять же, первое появление цвета или изменение с зеленого на желтый или красный зависит от незначительных изменений в положении или количестве атомов кислорода, которые входят в рассматриваемую химическую комбинацию. Колебания химического состава молекул одноклеточного организма (например) должны возникать постоянно, точно так же, как всегда происходят колебания количества пигментных гранул в определенной клетке, или количества пигментных клеток в определенной области тела, или даже размера различных частей тела.

Все эти количественные соотношения подвержены индивидуальным колебаниям у каждого вида; и естественный отбор может усилить колебания любой части и, таким образом, заставить ее развиваться дальше в любом заданном направлении.

С этой точки зрения становится менее удивительным и менее непостижимым тот факт, что организмы приспосабливаются — как мы видим, они, очевидно, приспосабливаются — во всех своих частях к любым условиям существования и что они ведут себя подобно пластичной массе, которой с течением времени можно придать практически любую мыслимую форму.

Если мы спросим, в чем заключается причина этой изменчивости, ответом, несомненно, должно быть то, что она кроется в зародышевых клетках. С того момента, как в яйцеклетке начинаются явления, предшествующие сегментации, точный тип организма, который будет развит, уже определен — будет ли он больше или меньше, больше похож на своего отца или мать, какая из его частей будет похожа на одну, а какая на другую, вплоть до мельчайших деталей. Несмотря на это, все еще остается определенный простор для влияния внешних условий на организм. Но этот простор ограничен и образует лишь небольшую область вокруг фиксированной центральной точки, которая определяется наследственностью. Обильное питание может сделать тело большим и сильным, но никогда не сможет сделать гиганта из зародышевой клетки, обреченной превратиться в карлика. Нездоровый сидячий образ жизни или недостаточное питание делают фабричного рабочего бледными низкорослым; жизнь на борту корабля с обилием физических упражнений и морского воздуха придает моряку телесную силу и загорелую кожу; но когда сходство с отцом или матерью, или с обоими сразу, закрепляется в зародышевой клетке, его уже никогда не стереть, пусть образ жизни будет таким, каким он будет.

Но если сущностная природа зародышевой клетки доминирует над организмом, который из нее вырастет, то и количественные индивидуальные различия, о которых я только что говорил, по тому же принципу заложены в зародыше, и — какова бы ни была причина, определяющая их

наличие, — они должны рассматриваться как присущие ему. Отсюда следует, что, хотя естественный отбор, по-видимому, воздействует только на качества развитого организма, на самом деле он воздействует на особенности, которые скрыты в зародышевых клетках. Подобно тому, как конечное развитие любой предрасположенности в зародыше и подобно тому, как любой признак в зрелом организме вибрирует с определенной амплитудой вокруг фиксированной центральной точки, так и предрасположенность самого зародыша колеблется, и именно от этого зависит возможность усиления рассматриваемой предрасположенности и ее средний результат.

Если мы проследим все постоянные наследственные вариации от поколения к поколению вплоть до количественных вариаций зародыша, как я пытался сделать, естественно возникает вопрос об источнике, из которого возникли эти вариации в самом зародыше. Я не буду подробно останавливаться на этой теме в данном случае, поскольку я уже высказал свое мнение по этому поводу^[58].

Однако я полагаю, что их можно отнести к различным внешним воздействиям, которым подвергается зародыш до начала эмбрионального развития. Следовательно, мы можем справедливо приписать взрослому организму влияния, которые определяют филетическое развитие его потомков. Ибо зародышевые клетки содержатся в организме, и внешние воздействия, которые воздействуют на них, тесно связаны с состоянием организма, в котором они спрятаны. Если она хорошо питается, зародышевые клетки будут получать обильную пищу; и, наоборот, если она слабая и болезненная, рост зародышевых клеток будет приостановлен. Возможно даже, что эффекты этих воздействий могут быть более специализированными; то есть они могут действовать только на определенные части зародышевых клеток. Но это действительно сильно отличается от веры в то, что изменения организма, возникающие в результате внешних раздражителей, могут передаваться зародышевым клеткам и будут повторно развиваться в следующем поколении в то же время, что и в родительском, и в той же части организма.

У нас есть очевидный способ, с помощью которого происходит наследование всех передаваемых особенностей, в *непрерывности вещества зародышевых клеток, или зародышевой плазмы*. Если, как я полагаю, субстанция зародышевых клеток, зародышевая плазма, оставалась в постоянной преемственности с момента зарождения жизни, и если зародышевая плазма и субстанция тела, соматоплазма, всегда занимали разные сферы, и если изменения в последней возникают только тогда, когда им предшествовали соответствующие изменения в первой, тогда мы можем до определенного момента понять принцип наследственности; или, во всяком случае, мы можем предположить, что человеческий разум может в какой-то момент оказаться способным понять это. Мы можем, по крайней мере, утверждать, что это стало понятным, поскольку мы можем, таким образом, проследить наследственность вплоть до роста; мы можем, таким образом, рассматривать размножение как чрезмерный рост индивида и, таким образом, различать последовательность видов и последовательность особей, потому что в последней последовательности зародышевая плазма остается сходной, в то время как в последовательности первой она становится иной. Таким образом, индивидуумы по мере своего возникновения всегда принимают новые и более сложные формы, пока не будет преодолен промежуток между простым одноклеточным простейшим и самым сложным из всех организмов — самим человеком.

Я не смог пролить свет на все стороны вопроса, который мы здесь обсуждаем. Есть еще несколько существенных моментов, которые я должен оставить на данный момент; и, более того, я еще не в состоянии удовлетворительно объяснить все детали, возникающие на каждом этапе аргументации. Но мне показалось необходимым сформулировать этот важный и фундаментальный вопрос кратко и определенно, ибо только таким образом можно будет прийти к истинному и прочному решению проблемы. Однако мы должны четко понимать, что понимание феноменов наследственности возможно только при фундаментальном предположении о непрерывности зародышевой плазмы. Ценность эксперимента применительно к этому вопросу несколько сомнительна. Тщательный сбор и систематизация фактов с гораздо большей вероятностью позволит решить, согласуется ли непрерывность зародышевой плазмы с предположением о передаче приобретенных признаков от родительского тела к зародышу и от зародыша к телу потомства, и в какой степени. В настоящее время такая передача не доказана как факт, и не доказано, что ее допущение является бесспорно необходимым.

Примечания к эссе II.

33. Pflüger, 'Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo,' Arch. f. Physiol. Bd. XXXII. стр. 68, 1883.
34. Victor Hensen in his 'Physiologie der Zeugung,' Leipzig, 1881, p. 216.
35. Это делается для сохранения его жизни.
36. Compare Weismann, 'Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen,' Jena, 1883.
37. Сомнительно, что *Magosphaera* следует рассматривать как зрелую форму; но ничто не мешает нам полагать, что жили и продолжают жить виды, у которых реснитчатая сфера удерживалась вместе до образования, то есть размножения, составляющих ее отдельных клеток.
38. Или, возможно, исключение составляют питательные клетки яйцеклетки, которые встречаются у многих животных?
39. Или, точнее, они должны выделять столько молекул, сколько соответствовало бы количеству рассматриваемого типа клеток, обнаруженных в зрелом организме.
40. См. Дарвин, "Изменчивость животных и растений при одомашнивании", 1875, том ii. глава xxvii. стр. 349-399.
41. К этому классу явлений, конечно, относятся те волевые акты, которые вызывают функциональную активность определенных групп клеток. Совершенно ясно, что такие импульсы проистекают не из строения рассматриваемой ткани, а обусловлены действием внешних причин. Активность не возникает непосредственно из какого-либо естественного расположения зародыша, но является результатом случайных внешних впечатлений. Домашняя утка использует свои ноги иначе и чаще, чем дикая утка, но такие функциональные изменения являются следствием изменившихся внешних условий, а не обусловлены строением зародыша.

42. По этому поводу Пфлюгер заявляет: "Я тщательно ознакомился со всеми фактами, которые, как предполагается, доказывают наследование приобретенных признаков, то есть признаков, которые не обусловлены особой организацией яйцеклетки и сперматозоида, из которых формируется индивид, но которые являются результатом случайных внешних воздействий на организм в любой момент его жизни. Ни один из этих фактов не может быть принят в качестве доказательства передачи приобретенных признаков". л. с. стр. 68.
43. 'Physiologie der Zeugung.'
44. See 'Ueber die Uebung,' Berlin, 1881.
45. Я полагаю, что впервые на этот принцип указал Зайдлиц. Compare Seidlitz, 'Die Darwin'sche Theorie,' Leipzig, 1875, p. 198.
46. W. Roux, 'Der Kampf der Theile im Organismus,' Leipzig, 1881.
47. Сравните рожденных в 'Zoolog. Anzeiger', 1883, № 150, стр. 537.
48. О. К. Марш, "Odontornithes, монография о вымерших зубатых птицах Северной Америки", Вашингтон, 1880.
49. Ч. Дарвин, "Изменчивость животных и растений при одомашнивании". Том I.
50. Compare 'Der thierische Wille,' Leipzig, 1880.
51. Интересный рассказ Стеллера о морской корове (*Rhytina Stelleri*) доказывает, что это предположение справедливо. Это крупное млекопитающее в большом количестве обитало в Беринговом проливе в конце прошлого века, но с тех пор было полностью истреблено человеком. Стеллер, который из-за кораблекрушения был вынужден оставаться в этой местности целый год, рассказывает нам, что поначалу животные нисколько не боялись человека, так что к ним можно было подплыть на лодках и таким образом убить. Однако через несколько месяцев выжившие стали осторожнее и не позволяли людям Стеллера приближаться к ним, так что их было трудно поймать. — A. W., 1888.
52. Compare Schneider, 'Der thierische Wille.'
53. [Автор ссылается на Академию художеств в Мюнхене. S. S.]
54. Сравните "Происхождение человека" Дарвина.
55. 'Studien zur Descendenztheorie, I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.' Leipzig, 1875. Английское издание, переведенное и отредактированное профессором Мелдолой, "Исследования по теории происхождения", часть I.
56. Сюда также должны быть включены цвета, которые были вызваны половым отбором.
57. Wilhelm Roux, 'Der Kampf der Theile im Organismus.' Leipzig, 1881.
58. Consult 'Studien zur Descendenztheorie, IV. Über die mechanische Auffassung der Natur,' p. 303, etc. Переведено и отредактировано профессором Мелдолой; см. "Исследования по теории происхождения", стр. 677 и далее.

III.

ЖИЗНЬ И СМЕРТЬ.

1883.

ЖИЗНЬ И СМЕРТЬ.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Нижеследующая статья была впервые напечатана в качестве академической лекции летом нынешнего (1883) года под названием "О вечной продолжительности жизни" ('Über die Ewigkeit des Lebens'). Представляя его сейчас широкой публике в расширенном и улучшенном виде, я выбрал название, которое, как мне показалось, лучше соответствует нынешнему содержанию статьи.

Стимул, который привел к этому биологическому исследованию, был дан в мемуарах Гетте, в которых этот автор выступает против взглядов, которые я высказывал ранее. Хотя такое происхождение, естественно, привело к тому, что моя статья приняла форму ответа, моим намерением было не просто оспорить взгляды моего оппонента, а скорее — используя эти противоположные взгляды в качестве отправной точки - пролить новый свет на определенные вопросы, требующие рассмотрения; дать дополнительную поддержку мыслям, которые я высказал ранее, и проникнуть, по возможности, глубже в проблему жизни и смерти.

Если при осуществлении этой попытки взгляды моего оппонента подверглись суровой критике, следует признать, что критические замечания не составляют цели моей статьи, а лишь являются средством, с помощью которого можно указать путь к более правильному пониманию стоящих перед нами проблем.

А. В.

Freiburg i. Breisgau,

18 октября 1883 г..

III.

ЖИЗНЬ И СМЕРТЬ.

В предыдущем эссе, озаглавленном ‘Продолжительность жизни’, я попытался показать, что ограничение жизни отдельных особей смертью не является, как до сих пор предполагалось, неизбежным явлением, существенным для самой природы жизни; но что это адаптация, которая впервые появилась, когда вследствие определенной сложности структуры бесконечная жизнь стала невыгодной для вида. Я указал, что мы не можем говорить о естественной смерти одноклеточных животных, поскольку их рост не имеет прекращения, сравнимого со смертью. Происхождение новых особей не связано со смертью старых; но размножение путем деления происходит таким образом, что две части, на которые разделяется организм, в точности эквивалентны друг другу, и ни одна из них не старше и не моложе другой. Таким образом, возникает бесчисленное количество особей, каждая из которых так же стара, как и сам вид, и каждая обладает способностью жить бесконечно посредством деления.

Я предположил, что многоклеточные утратили эту способность к бесконечной жизни из-за того, что они состоят из множества клеток и из-за последующего разделения труда, которое установилось между различными клетками тела. Здесь также размножение происходит посредством клеточного деления, но каждая клетка не обладает способностью воспроизводить весь организм в целом. Клетки организма подразделяются на две существенно отличающиеся группы: репродуктивные клетки — яйцеклетки или сперматозоиды, и соматические клетки, или клетки организма, в более узком смысле. Бессмертие одноклеточного организма перешло только к первому; остальные должны умереть, и поскольку тело индивидуума в основном состоит из них, оно тоже должно умереть.

Я попытался объяснить этот факт как приспособление к общим условиям жизни. На мой взгляд, жизнь стала ограниченной своей продолжительности не потому, что неограниченность противоречила самой ее природе, а потому, что неограниченное упорство индивида было бы роскошью без цели. Среди одноклеточных организмов естественная смерть была невозможна, потому что репродуктивная клетка и индивид были одним и тем же; среди многоклеточных животных это было возможно, и мы видим, что она возникла.

Естественная смерть казалась мне объяснимой по принципу полезности, как приспособление.

Этим мнениям, к которым я вернусь более подробно в более поздней части этой статьи, противостоит Гетте^[59], который не приписывает смерть полезности, но считает ее необходимостью, присущей самой жизни. Он считает, что это происходит не только у многоклеточных животных, но и у одноклеточных форм жизни, где это представлено процессом инкапсуляции, который следует рассматривать как смерть особи. Это инцистирование представляет собой процесс омоложения, который после более длительного или более короткого интервала прерывает размножение посредством деления. Согласно Гетте, этот процесс омоложения заключается в растворении специфической структуры индивида или в регрессии индивида к форме органической материи, которая больше не является живой, но которая сравнима с желтком яйца. Эта материя благодаря своей внутренней энергии и вследствие закона роста, заложенного в ее строении, способна дать начало новой особи того же вида. Более того, процесс омоложения у одноклеточных существ соответствует образованию

зародышей у высших организмов. Феномен смерти передавался по наследству от одноклеточных форм Многоклеточным организмам, когда они возникали. Следовательно, смерть не впервые проявляется у многоклеточных, но это чрезвычайно древний процесс, который "восходит к первому происхождению органических существ" (I. с., стр. 81).

Из этого короткого резюме очевидно, что точка зрения Гетте полностью противоположна моей. Поскольку только одна из этих точек зрения может быть фундаментально правильной, имеет смысл сравнить их; и хотя в настоящее время мы не можем надеяться объяснить конечные физиологические процессы, которые включают жизнь и смерть, я думаю, тем не менее, что вполне возможно прийти к определенным выводам относительно общих причин этих явлений. Во всяком случае, существующие факты не были настолько тщательно продуманы, чтобы рассматривать их еще раз.

Вопрос — что мы понимаем под смертью? должен быть решен до того, как мы сможем говорить о происхождении смерти. Гетте говорит: 'мы не в состоянии объяснить это общее выражение вполне определенно и во всех его деталях, потому что момент смерти, или, возможно, точнее момент, когда смерть наступает окончательно, ни в коем случае нельзя точно указать. Мы можем только сказать, что со смертью высших животных прекращаются все те явления, которые составляют жизнь индивида, и далее, что все клетки и элементы ткани, образующие мертвый организм, умирают и распадаются на свои элементы'.

Этого определения было бы достаточно, если бы оно не включало в себя то, что подлежит определению. Ибо он предполагает, что под выражением 'мертвый организм' мы должны включать те организмы, которые полностью прекратили свои жизненные функции, но составляющие их клетки и элементы которых могут все еще быть живыми. Впоследствии эта точка зрения получила более точное объяснение, и на самом деле нет никаких сомнений в том, что прекращение жизнедеятельности в многоклеточном организме редко подразумевает какую-либо прямую связь с прекращением жизненных функций во всех его составляющих. Однако возникает вопрос, правильно ли и полезно ли ограничивать концепцию смерти прекращением функций организма. Наши представления о смерти были заимствованы только у высших организмов, и поэтому вполне возможно, что эти представления могут быть слишком ограниченными. Это ограничение, возможно, можно было бы устранить путем точного и научного сравнения с некоторой степенью соответствующими явлениями среди одноклеточных организмов, и тогда мы могли бы прийти к более полному определению. Наука, без сомнения, имеет право использовать популярные термины и концепции и путем более глубокого понимания расширять или ограничивать их. Но основная идея всегда должна быть сохранена, чтобы в расширенной концепции не появилось ничего совершенно нового или странного. Понятие смерти, как оно было выражено с совершенным единообразием на всех языках, возникло из наблюдений только над высшими животными; и оно означает не только прекращение жизненных функций всего организма, но в то же время прекращение жизни в отдельных его частях, о чем свидетельствует невозможность возрождения. *Посмертная* гибель клеток также является частью смерти, и так было задолго до того, как наука установила тот факт, что организм состоит из множества мельчайших живых элементов, жизненные процессы которых частично продолжаются в течение некоторого времени после прекращения жизнедеятельности всего организма. Именно эта неспособность организма воспроизводить явления жизни заново отличает подлинную смерть от остановки жизни или транса; и неспособность зависит от того факта, что смерть клеток и тканей следует за прекращением

жизненных функций в целом. По этой причине я бы определил смерть как остановку жизни, после которой не может произойти никакого длительного возрождения ни целого, ни какой-либо из его частей; или, выражаясь кратко, как окончательную остановку жизни. Я полагаю, что в этом определении явыразил точное значение концепции, которую язык пытался передать словом "смерть". Для нашей настоящей цели причина, вызывающая это явление, не имеет значения, происходит ли оно одновременно или последовательно в различных частях организма, проявляется ли оно медленно или быстро. Для самой концепции также совершенно несущественно, способны ли мы решить, действительно ли имела место смерть в каком-либо конкретном случае; какими бы неуверенными мы ни были, состояние, которое мы называем смертью, было бы не менее резко и определенно ограниченным. Мы могли бы считать гусеницу *Euprepia flavia* мертвой, когда она была заморожена во льду, но если бы она восстановилась после оттаивания и превратилась в имаго, мы бы сказали, что она была мертвой только с виду, что жизнь на какое-то время остановилась, но не прекратилась навсегда. Это всего лишь безвозвратная потеря жизни в организме, которую мы называем смертью, и мы должны твердо придерживаться этой концепции, чтобы она не ускользнула от нас и не стала бесполезной, потому что мы больше не знаем, что мы под этим подразумеваем.

Мы не сможем избежать этой опасности, если будем рассматривать *посмертную* гибель клеток организма как явление, которое может сопровождать смерть, но иногда может быть недостаточным. Можно было бы провести эксперимент, в ходе которого какая-нибудь часть мертвого животного, например гребень петуха, могла бы быть пересажена до гибели клеток какому-нибудь другому живому животному: такая часть могла бы жить в своем новом положении, показывая таким образом, что отдельные члены могут выжить после наступления смерти, как я это понимаю. Но может быть выдвинуто возражение, что в таком случае петушиный гребень стал членом другого организма, так что было бы напрасным трудом включать в наше определение смерти пункт, который включал бы это явление. То же самое возражение могло бы быть выдвинуто, если бы пересадка произошла за день или даже за год до смерти петуха.

Гетте решительно ошибается, когда считает, что идея смерти просто выражает 'остановку совокупности жизненных действий индивида', не включая в то же время ту определенную остановку, которая предполагает невозможность какого-либо возрождения. Разложение не совсем существенно для нашего определения, поскольку за смертью может последовать высушивание^[60], или вечное погребение в сибирских льдах (как в хорошо известном случае с мамонтом), или переваривание в желудке хищного зверя. Но понятие мертвого тела действительно неразрывно связано с понятием смерти, и я полагаю, что был прав, проводя различие между делением инфузории на две дочерние клетки и смертью многоклеточного организма, который оставляет после себя потомство, привлекая внимание к отсутствию мертвого тела в процессе деления у инфузорий (см. Ниже). Реальным доказательством смерти является то, что организованная субстанция, которая ранее давала начало явлениям жизни, навсегда перестает порождать такие явления. Это, и только это, то, что человечество до сих пор понимало под смертью, и мы должны исходить из этого определения, если хотим сохранить прочную основу для наших рассуждений.

Теперь мы должны рассмотреть, может ли это определение, полученное из наблюдений за высшими животными, быть также применено без изменения к низшим, или же соответствующие явления, возникающие у этих последних, отличаются в деталях от явлений у

высших животных, так что становится необходимым более узкое ограничение приведенного выше определения.

Гетте считает, что процесс инкапсуляции, который имеет место у очень многих одноклеточных животных (монопластид), является аналогом смерти. Согласно этому авторитету, рассматриваемые особи не только впадают в своего рода зимний сон — период скрытой жизни, — но и в окружении цисты теряют свою прежнюю специфическую организацию; они становятся 'гомогенной субстанцией' и превращаются в зародыш, из которого в процессе развития снова возникает новая особь того же вида. Разделение содержимого кисты, а именно. его умножение, согласно этой точке зрения, имеет второстепенное значение, а существенной чертой в этом процессе является омоложение индивида. Однако считается, что это омоложение заключается не только в простой трансформации старого индивидуума, но и в его смерти с последующим созданием заново другого индивидуума. 'Родительский организм и его потомство представляют собой две последовательные стадии жизни одной и той же субстанции, разделенные и в то же время связанные условием омоложения, которое лежит между ними' (l. с., стр. 79). 'Абсолютной непрерывности жизни не существует'; только мертвая органическая материя устанавливает связь, и 'идентичность этой материи обеспечивает наследственность'.

Безусловно, удивительно, что Гетте отождествляет инкапсуляцию с прекращением жизни, и мы вполне можем запросить доказательства, которые, как считается, подтверждают такую точку зрения. Единственное свидетельство заключается в определенной степени дегенерации структуры индивида и в прекращении видимых внешних явлений жизни, таких как питание и передвижение. Действительно ли Гетте считает неправильной интерпретацией фактов предположение, что *жизненные минимумы* продолжают существовать в протоплазме после того, как ее сложность уменьшилась? Вынуждены ли мы прибегать к мистическому объяснению фактов, апеллируя к такому неопределенному принципу, как возрождение Гетте? Разве кислород, растворенный в воде, не подействовал бы на органическое вещество, жизнь которого оно прежде поддерживало, и не вызвал бы его разложения, если бы оно в действительности было мертвым?

Я также считаю, что разделение инцистированной массы имеет второстепенное значение, и что само инцистирование, без возникающего в результате умножения, является исходной и существенной частью явления. Но из этого не следует, что инцистмент следует рассматривать как процесс омоложения. Что можно омолодить? Конечно, не субстанция животного, ибо к ней ничего не добавляется, и поэтому она не может приобрести новой энергии; и формы энергии, которые она проявляет, не могут быть изменены, поскольку форма материи после выхода из кисты остается точно такой же, какой она была раньше. Омолаживание также упоминалось в связи с процессом конъюгации, но это совсем другое дело. Вполне разумно, по крайней мере в определенном смысле, поддерживать связь омоложения с конъюгацией; ибо при конъюгации в большей или меньшей степени происходит слияние субстанции двух индивидуумов, и материя, составляющая каждого индивидуума, следовательно, действительно изменяется. Но в простом изложении омоложение можно понимать только в том смысле, в каком мы говорим о басне о Фениксе, который, как считалось, в старости был сожжен огнем и снова восстал из собственного пепла в виде молодой птицы. Я сомневаюсь, согласуется ли эта идея с современной физиологией или с законами сохранения энергии. Легко снести старый дом с прогнившими балками и крошащимися стенами, но построить его заново из старого материала

было бы невозможно, даже если бы мы использовали новый строительный раствор, представленный в гипотезе Гетте водой и кислородом. По этим причинам я считаю идею омоложения инцистированного индивидуума противоречащей нашим современным физиологическим знаниям.

Гораздо проще и естественнее рассматривать инкапсуляцию как приспособленную для защиты определенных особей в колонии от уничтожения путем высушивания или замораживания, или для защиты особи во время размножения путем деления, когда она беспомощна и легко может стать добычей врагов, или для обеспечения преимуществ каким-либо другим способом^[61]. Случай с *Actinosphaerium*, упомянутый Гетте, ясно демонстрирует, что омоложение особи - не единственное событие, происходящее во время инцистации, поскольку для этого едва ли потребовалось бы шесть месяцев. Большая продолжительность латентной жизни, с лета до следующей весны, ясно доказывает, что инкапсуляция имеет первостепенное значение для вида, чтобы поддерживать жизнь особи в условиях опасностей неблагоприятного сезона^[62].

Когда в этом случае специфическая организация дегенерирует до определенной степени, такие изменения частично зависят от стремления уменьшить, насколько это возможно, размер организма — псевдоподии втягиваются внутрь, в то время как вакуоли сокращаются и полностью исчезают. Дегенерация также, возможно, может частично зависеть от секреции самой кисты, что подразумевает определенную потерю вещества^[63]. Но дегенерация главным образом зависит от того факта, что инцистация сопровождается размножением путем деления, которое, по-видимому, начинается с упрощения организации, то есть со слияния многочисленных ядер. Хорошо известно, что многие одноклеточные животные содержат несколько ядер — другими словами, ядерное вещество разбросано небольшими частями по всей клетке. Но когда животное готовится к делению, эти кусочки ядерного вещества сливаются в единое ядро, которое само подвергается делению на две равные части^[64] во время деления животного. Очевидно, что равное разделение всего ядерного вещества становится возможным только таким образом.

Однако существуют многочисленные случаи, доказывающие, что тела инцистированных животных могут сохранять в течение всего процесса точно такую же структуру и дифференцировку, которые были характерны для них ранее. Таким образом, крупную инфузорию *Tillina magna*, описанную Грубером, можно увидеть сквозь тонкостенную кисту, сохранившую характерную структуру своей эктоплазмы и всю ее организацию. Даже движения заключенного животного не прекращаются; оно продолжает активно вращаться в узкой кисте, как и две или четыре части, на которые оно впоследствии делится. Такие наблюдения доказывают, что точка зрения Гетте о том, что "все характеристики предыдущей организации утрачены", совершенно исключена^[65] (l. c., стр. 62).

По этой причине я должен решительно выступить против точки зрения Гетте о том, что инцистированный индивид является микробом, а именно. органическая масса, все еще неорганизованная, которая может стать взрослой особью только в процессе развития. Я полагаю, что инцистированный индивидуум - это индивидуум, обладающий защитной мембраной, структура которой более или менее упрощена в качестве адаптации к узкому пространству внутри кисты и к возможному последующему увеличению в результате деления, короче говоря, индивидуум, в котором активная жизнь сведена к минимуму, а иногда даже полностью приостановлена, как это происходит при ее замораживании.

Из приведенных выше соображений очевидно, что инкапсуляция никоим образом не соответствует тому, что каждый, включая меня, понимает под смертью, потому что во время инкапсуляции одно и то же существо сначала кажется мертвым, а затем снова оживает; и мы просто наблюдаем состояние покоя, из которого снова возникает активная жизнь. Это оставалось бы правдой, даже если бы было доказано, что жизнь на самом деле на какое-то время приостановлена. Но таких доказательств все еще не хватает, и Гетте, по-видимому, находился под влиянием только теоретических соображений, когда он вообразил, что смерть вмещается там, где непредвзятые наблюдатели признают только состояние покоя. Он, по-видимому, совершенно упустил из виду тот факт, что его взгляды можно проверить; ибо все одноклеточные существа в действительности способны умирать: мы можем убить их, например, путем кипячения, и тогда они действительно мертвы и не могут быть оживлены. Но это состояние организма отличается химически и физически от инцистированного состояния, хотя мы и не знаем всех деталей различия. Заключенное в оболочку животное, помещенное в пресную воду, в настоящее время дает начало живой особи, но та, что погибла при кипячении, приводит лишь к разложению мертвого органического вещества. Отсюда мы видим, что одни и те же внешние условия приводят к разным результатам в двух разных состояниях организма. Неправильно применять один и тот же термин к двум совершенно разным состояниям. Есть только одно явление, которое можно назвать смертью, хотя оно может быть вызвано самыми разными причинами. Но если инкапсулированное состояние не идентично смерти, которую мы можем вызвать по своему желанию, тогда естественная смерть, а именно. того, что возникает из внутренних причин, вообще не существует среди одноклеточных организмов.

Эти факты опровергают своеобразный взгляд Гетте, который основан на существовании естественной смерти среди монопластидных организмов; при доказательстве противоречивости вся его теория рушится. Но, тем не менее, есть определенный интерес следовать за ним дальше, поскольку таким образом мы придем ко многим идеям, достойным рассмотрения.

Во-первых, возникает вопрос о том, как смерть могла быть передана от Монопластидов^[66] Полипластидам, процесс, который, согласно Гетте, должен был иметь место. Я пока опущу тот факт, что я не могу согласиться с предположением, что процесс инкапсуляции представляет собой смерть. Затем мы можем задать вопрос, заняла ли смерть место инкапсуляции среди полипластидов, или, если это не так, существует ли среди Полипластидов какой-либо процесс, сравнимый с инкапсуляцией.

Гетте считает, что смерть всегда связана с размножением и является следствием последнего как у простейших, так и у многоклеточных. Размножение имеет, по его мнению, прямой 'фатальный эффект', и воспроизводящаяся особь должна умереть. Таким образом, майская муха и бабочка погибают сразу после откладывания яиц, а самец пчелы погибает сразу после спаривания; ортонектиды погибают после удаления своих зародышевых клеток, в то время как *магосфера* распадается на зародышевые клетки, и ничего не сохраняется, кроме этих элементов. От этого последнего организма всего лишь шаг до одноклеточных животных, которые превращают себя в целом в зародышевые клетки; но для достижения этого они должны пройти процесс омоложения, который Гетте считает таким же, как смерть.

Эти взгляды содержат множество заблуждений, совершенно независимо от обоснованности или несостоятельности их основания. Процесс инкапсуляции, как считает Гетте, представляет у

Монопластид истинное размножение, к которому вторично добавилось размножение посредством деления. Без этого окружения нельзя обойтись, поскольку внутренние причины определяют, что оно должно время от времени прерывать процесс умножения простым делением. Но, с другой стороны, Гетте также считает деление содержимого кисты вторичным процессом. Существенной характеристикой инцистмента является простой процесс омоложения без размножения. Следовательно, мы вынуждены принять примитивное состояние, в котором отсутствовали простое деление, а также деление инцистированной особи, и в котором размножение состояло только в часто повторяющемся процессе омоложения существующих особей без какого-либо увеличения их численности. Такое состояние немыслимо, потому что оно повлекло бы за собой быстрое исчезновение вида, и все рассмотрение ясно показывает нам, что разделение неинцистированных особей должно было существовать с самого начала, и что это, а не смутное и таинственное омоложение, всегда было реальным и примитивным размножением монопластид. Тот факт, что инкапсуляция не всегда приводит к разделению содержимого кисты, доказывает, на мой взгляд, что первоначальным значением инкапсуляции было не размножение, а сохранение от повреждений извне. Возможно, что в настоящее время существует лишь несколько монопластид, способных проходить через бесконечное число делений без вмешательства состояния покоя, подразумеваемого инцистированием; хотя это еще не было продемонстрировано для всех видов^[67]. Но из этого неверно делать вывод, что существует внутренняя необходимость, которая приводит к инцистментам, то есть отождествлять этот процесс с омоложением. Гораздо более вероятно, что осаднение — это просто адаптация к постоянным изменениям внешних условий жизни, таким как засуха и морозы, а возможно, также к нехватке пищи, возникающей из-за перенаселенности небольших территорий. То же явление известно у некоторых низших ракообразных — *Daphnidae*, — которые обладают эфиппием или защитной оболочкой для своих зимующих яиц. Этот случай развивается только после прохождения определенного числа поколений, событие, которое может произойти в любое время года у видов, живущих в водоемах, которые подвержены частому пересыханию; но только осенью у тех, которые живут в озерах, которые никогда не пересыхают. Никто никогда не сомневался, что периодическое формирование эфиппия в определенных поколениях было приспособлением к изменениям внешних условий жизни.

Даже если бы процесс омоложения монопластид действительно был эквивалентен смерти высших животных, мы не могли бы из этого сделать вывод, что он обязательно связан с размножением. Инцистирование само по себе не является размножением, и оно сначала становится формой размножения, когда связано с делением инцистированного животного. Простое деление было истинной и первоначальной формой размножения монопластид, и даже сейчас оно является основной формой.

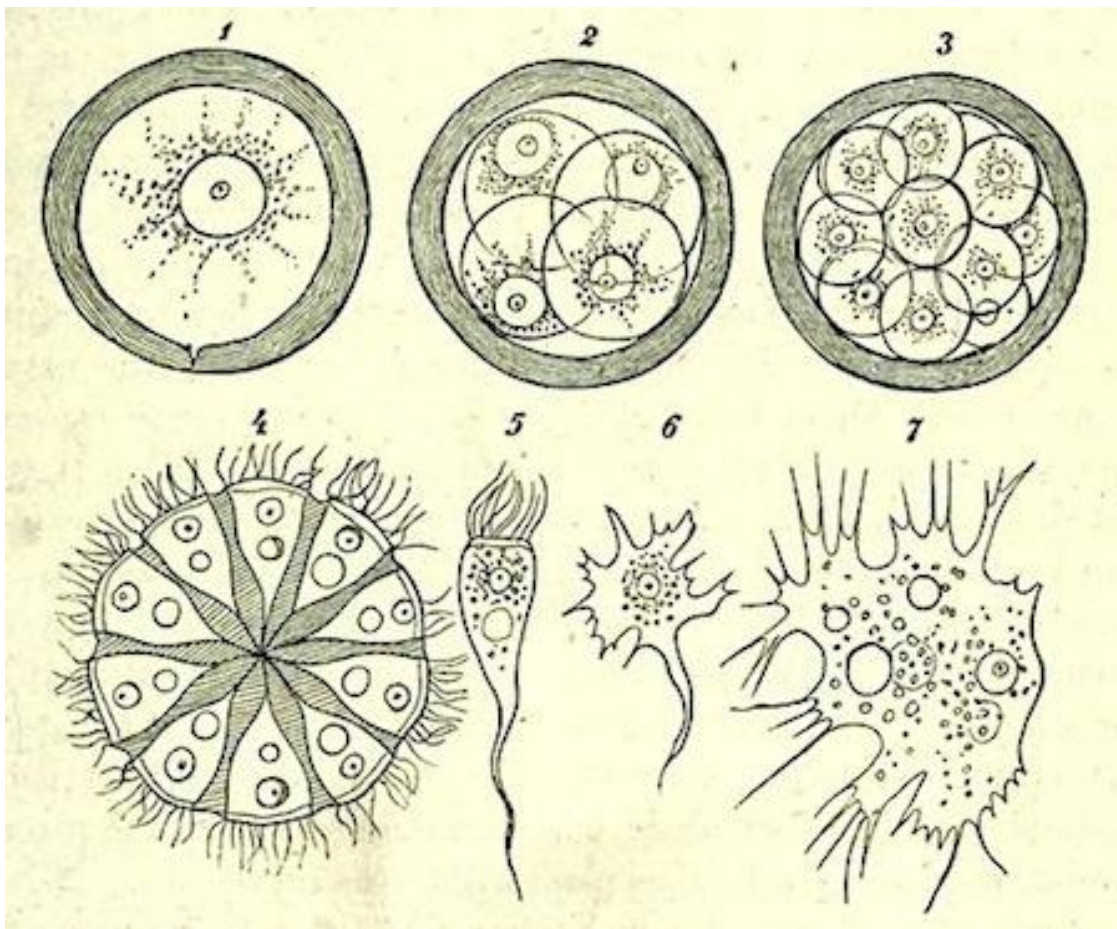
Следовательно, мы видим, что у монопластид размножение не связано со смертью, даже если мы примем точку зрения Гетте и допустим, что инкапсуляция представляет собой смерть. Позже я вернусь к связи между смертью и размножением у многоклеточных; но сначала возникает вопрос, имеет ли инцистмент, если это не смерть, какой-либо аналог у высших животных, и далее, занимает ли смерть то место в их развитии, которое занимает инцистмент у монопластид.

Среди высших многоклеточных не может быть сомнений относительно того, что мы подразумеваем под смертью, но точная природа того, что умирает, не столь очевидна, и популярной концепции для нас недостаточно. Необходимо различать смертную и бессмертную

части индивида — тело в его более узком смысле (*сома*) и зародышевые клетки. Смерть затрагивает только первые; зародышевые клетки потенциально бессмертны в той мере, в какой они способны при благоприятных обстоятельствах развиться в новую особь или, другими словами, окружить себя новым телом (*сомой*)^[68].

Но как обстоит дело с низшими полипластидами, у которых нет противоположности между соматическими и зародышевыми клетками, и среди которых каждая из составляющих клеток многоклеточного организма сохранила все животные функции монопластид, даже включая размножение?

Гетте считает, что естественная смерть этих организмов (которые он справедливо называет гомопластидами) заключается в 'распаде клеточной колонии'. В качестве примера такого растворения Гетте приводит *Magosphaera planula* Геккеля, морской свободно плавающий организм в форме сферы, состоящий из одного слоя реснитчатых клеток, погруженных в желе. (Рисунок смотрите ниже.) Однако этот организм нельзя "рассматривать как подлинно совершенный полипластид, поскольку в определенный момент составляющие его клетки отделяются друг от друга, а затем продолжают жить независимо в состоянии монопластид'. Эти свободные амебиобразные организмы значительно увеличиваются в размерах, инцизируются и, наконец, подвергаются многочисленным делениям — своего рода сегментации внутри кисты. Результатом деления является сфера из реснитчатых клеток, подобная той, с которой начался цикл. Фактически, *Magosphaera* - это не совершенный полипластид, а переходная форма между полипластидами и монопластидами, на что указал первооткрыватель группы животных, единственным представителем которой он является, когда назвал группу "Catallacta".



Развитие *Magosphaera Planula* (по Геккелю).

1. Инцистированная амебоидная форма. 2 и 3. Две стадии в делении одинаковые. 4. Свободная мерцательная сфера, клетки которой соединены студенистой массой. 5. Одна из реснитчатых клеток, которая стала свободной в результате разрушения сферы. 6. То же самое в амебоидной форме. 7. То же самое, выросшее до большего размера.

Согласно Гетте, естественная гибель *Magosphaera* заключается, как и у несомненных простейших, в процессе омоложения путем инцистментации. Распад мерцательной сферы на отдельные клетки не может быть идентичен естественной смерти. Ибо регулярное и полное разделение клеток *Magosphaera* доказывает, что их индивидуальность не была полностью подчинена индивидуальности всей колонии, и это доказывает, что последняя не является полностью индивидуализированной^[69].

Против этого ничего нельзя возразить, если мы согласимся отождествлять смерть с инцистацией монопластидами. Теперь мы могли бы, как справедливо замечает Гетте, вывести низшие формы полипластидов из *Magosphaera*, если бы 'связь между клетками мерцательной сферы сохранялась до инцистментации, а именно. до тех пор, пока не произошло размножение отдельных клеток^[70]'. После того, как это было достигнуто, Гетте считает, что смерть будет заключаться "в полном отделении клеток друг от друга, сопровождающемся, по всей вероятности, их одновременным превращением в зародышевые клетки'. Логичность этого

очевидна; если смерть в одном случае представлена инцистацией, во время которой отдельные клетки превращаются в зародышевые клетки, то это должно относиться и к другому случаю, поскольку ничего не изменилось, кроме продолжительности существования клеточной колонии. На природу инцистментации не может повлиять тот факт, что клетки отделяются друг от друга немного раньше или немного позже. Если верно, что смерть представлена инкапсуляцией среди монопластидов, то тот же вывод должен быть справедлив и для полипластидов; или, скорее, смерть должна быть представлена в них процессом омоложения, который Гетте считает существенной частью инкапсуляции. Гетте не следует отождествлять смерть с распадом клеточной колонии, из которой одинаково состоят низшие и высшие полипластиды; но он должен искать ее в процессе омоложения, происходящем внутри зародышевых клеток. Если для природы размножения важно, чтобы клетки, выделенные для этой цели, проходили через процесс омоложения, который эквивалентен смерти, то это должно быть верно для репродуктивных клеток всех организмов. Если эти выводы справедливы, то ничто не мешает нам предположить, что подобный процесс омоложения действительно происходит у высших животных. Гетте, очевидно, придерживается этой точки зрения, что ясно показано на последних страницах его эссе. Там он пытается привести свои взгляды на гибель и омоложение зародыша в соответствие с ранее разработанной им идеей о происхождении смерти среди полипластидов в результате распада клеточных колоний. Гетте все еще придерживается точки зрения, которую он выдвинул при описании развития *Бомбинатора*, согласно которой яйцеклетка высших многоклеточных должна пройти процесс омоложения, представляющий смерть, прежде чем она сможет стать зародышем.

Согласно^[71] идея "яйцеклетка *Bombinator igneus* до оплодотворения не может рассматриваться как клетка ни полностью, ни частично; и это в равной степени верно для нее при ее зарождении, ни после ее полного развития; это всего лишь по существу однородная органическая масса, окруженная мембраной, которая была нанесена снаружи'. Эта масса "неорганизована и нежива"^[72], и 'во время первых явлений ее развития все жизненные силы должны быть исключены'. Таким образом, непрерывность жизни между двумя последовательными особями всегда прерывается; или, как говорит Гетте в своем последнем эссе: "Непрерывность жизни между особями, из которых одна происходит от другой посредством размножения, не проявляется ни в омоложении монопластид, ни в состоянии зародыша среди полипластид — состоянии, которое вытекает из первого"^[73].

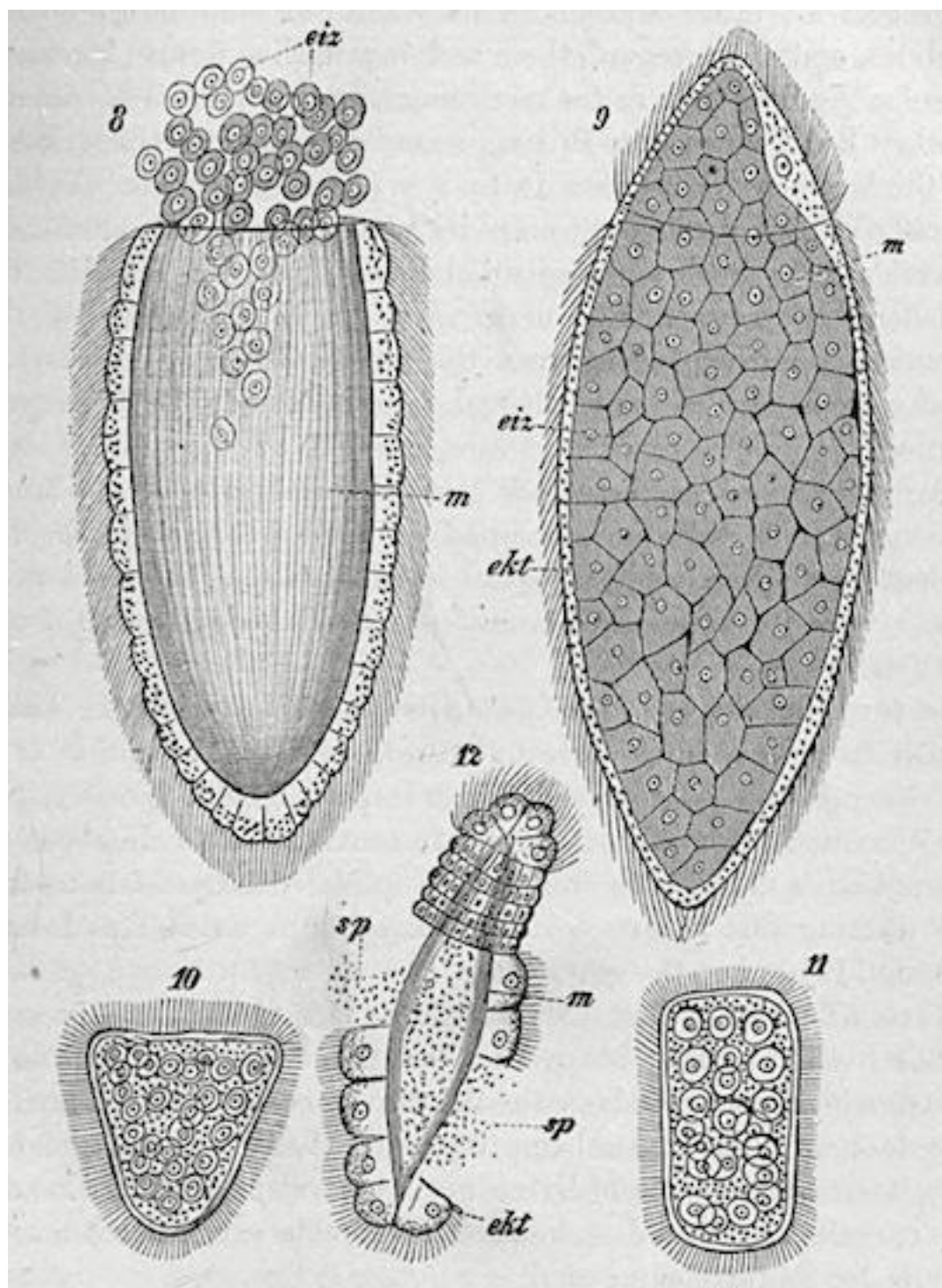
Это вполне логично, хотя, на мой взгляд, это и недоказано, и неверно. Но, с другой стороны, для Гетте, безусловно, нелогично выводить гибель многоклеточных организмов совершенно иным способом, то есть из распада их клеточных колоний. Совершенно очевидно, что смерть многоклеточных касается не только репродуктивных клеток, но и особи, которая их вынашивает; следовательно, Гетте должен искать какое—то другое происхождение смерти - происхождение, которое позволит ей достичь тела (*сомы*) - в отличие от зародышевых клеток. Если все еще оставались какие-либо сомнения относительно неспособности установить соответствие между смертью и инкапсуляцией монопластидов, то здесь мы, во всяком случае, имеем окончательную демонстрацию этой неудачи!

Но в этом выводе о гибели полипластидов скрыта еще одна большая ошибка.

Среди низших полипластидных организмов, где все клетки все еще остаются похожими и где каждая клетка также является репродуктивной клеткой, распад клеточной колонии, согласно

Гетте, следует рассматривать как смерть, поскольку "целостности материнской особи полностью приходит конец' (l. с., стр. 78). Распад клеточной колонии на составляющие ее живые элементы может быть назван смертью только в самом переносном смысле и не может иметь ничего общего с реальной смертью индивидов; он заключается только в переходе от более высокой ступени индивидуальности к более низкой. Разве мы не могли бы убить *Магосферу* кипячением или каким-либо другим искусственным способом, и разве последующее состояние не было бы смертью? Даже если мы определяем смерть как прекращение жизни, распад *Магосферы* на множество отдельных клеток, которые все еще живут, не является смертью, поскольку жизнь не прекращается в органическом веществе, из которого состояла сфера, но выражается в другой форме. Было бы чистой софистикой утверждать, что жизнь прекращается, потому что клетки больше не объединяются в колонию. На самом деле жизнь не прекращается ни на мгновение. Ничто конкретное не погибает при распаде *Магосферы*; гибнет не клеточная колония, а только зачатие. Гомопластиды, то есть клеточные колонии, состоящие из одинаковых клеток, еще не умерли естественной смертью, потому что каждая из их клеток одновременно является как соматической, так и репродуктивной клеткой: и они не могут быть подвержены естественной смерти, иначе вид вымер бы.

То, что Гетте искал иллюстрацию смерти среди этих замечательных паразитов, ортонекид, скорее соответствует цели, потому что у них мы, во всяком случае, встречаемся с реальной смертью. Это действительно очень низкие организмы; но, тем не менее, они стоят намного выше *Magosphaera*, даже если бы последние гипотетически были усовершенствованы до уровня истинных гомопластид, поскольку клетки, составляющие тело ортонекид, не все похожи, но дифференцированы настолько, что они даже расположены в примитивных зародышевых листках, и в результате получается форма, которую справедливо сравнивают с формой гастролы. Это правда, что они не так просты, как их изображает Гетте^[74], поскольку они состоят не только из эктодермы и зародышевых клеток, но, согласно Джулину,^[75] энтодерма состоит из двух слоев - зародышевых клеток и слоя, который в процессе развития образует прочную мышечную оболочку; а у второй женской формы яйцеклетки окружены достаточно толстой зернистой тканью.



Ортонектиды (по Юлину).

8. Первая женская форма: передняя часть, похожая на колпачок, отделилась и яйцеклетки (*eiz*) выходят наружу.

9. Вторая женская форма: *eiz* = яйцеклетки; снаружи находятся мышечный слой (*m*) и эктодерма (*ekt*).

10 и 11. Два фрагмента такой самки, разорванные на части в результате самопроизвольного деления: яйцеклетки заключены в зернистую массу,

и в более поздний период претерпевают в ней эмбриональное развитие; все это окружено реснитчатыми клетками.

12. Мужчина, выделяющий сперматозоиды путем разрушения эктодермы (*ekt*); *sp* сперматозоиды; *m* мышцы.

Тем не менее нет сомнения, что у первой женской формы, достигшей половой зрелости, большая часть не только энтодермы, но и всего тела состоит из яйцеклеток, так что животное напоминает тонкостенный мешок, полный яиц. Яйцеклетки выходят из организма путем разрыва тонкой эктодермы, и когда они все выходят, тонкая распавшаяся мембрана, состоящая из реснитчатых клеток, больше не в состоянии жить и сразу же отмирает. Таков ход событий, описанный Гетте, и он, вероятно, прав в своей интерпретации. Это настоящая смерть ортонектид, и если мы рассматриваем их как низшие примитивные формы (*Mesozoa*), то здесь впервые в восходящем ряду мы встречаемся с естественной смертью. Но причины этого едва ли столь ясны, как, по-видимому, думает Гетте, когда он приписывает это эффекту размножения — эффекту, который "не только эмпирически необходим, но и абсолютно неизбежен". Такая необходимость объясняется тем фактом, что энтодерма полностью состоит из зародышевых клеток. Теперь жизнь организма, зависящая от взаимного действия обоих слоев, должна прекратиться, как только вся энтодерма будет вытянута во время размножения.

Подобные аргументы игнорируют наличие мезодермы; но, помимо этого упущения, мне не кажется столь очевидным с чисто физиологической точки зрения, что эктодермальная оболочка с ее мышечным слоем должна погибнуть после вытеснения зародышевых клеток.

У тех самок, на которых ссылается Гетте в этом отрывке, вся оболочка сначала остается совершенно неповрежденной, за исключением маленькой шляпки на переднем конце, которая отодвигается, чтобы дать выход яйцеклеткам; и поскольку оболочка продолжает плавать в питательных жидкостях и после того, как это произошло, во всяком случае, недостаточно доказательств того, что она не может поддерживать себя так же хорошо, как раньше, хотя и потеряла зародышевые клетки.

Тогда почему он умирает? Мой ответ на это прост: — потому что оно отслужило свой срок; - потому что продолжительность его жизни ограничена периодом, который соответствует времени, необходимому для полного размножения. Физическое строение организма регулируется таким образом, что оно сохраняет способность к жизни до тех пор, пока не произойдет вытеснение репродуктивных клеток, а затем умирает, какими бы благоприятными ни были внешние условия для его дальнейшего поддержания.

Правильность этого объяснения подтверждается рассмотрением самцов и второй формы самок; ибо в этих случаях тело распадается на части не как следствие размножения, а как подготовка к нему!

Гетте упоминает вторую женскую форму только в примечании, в котором он говорит, что, по-видимому, "у второй женской формы этих животных все тело распадается на множество частей, а поверхностный слой постепенно атрофируется, так что он отмирает до того, как яйцеклетки будут вытеснены". В учетной записи Юлина^[76], на которой Гетте основывает свои утверждения, есть, однако, некоторые немаловажные отличия. Например, яйцеклетки вообще не экструдируются, но эмбриональное развитие происходит внутри тела матери, которое ранее подверглось самопроизвольному разделению на несколько частей. В этом случае яйца

отличаются от яиц другой женской формы тем, что они не составляют всей энтодермы, а заключены (как было указано выше) в довольно объемную зернистую массу, за счет которой или, по крайней мере, посредством которой они питаются; ибо они значительно увеличиваются в размерах во время своего развития. Но не только эта зернистая масса, но и все слои тела матери, даже эктодерма, сохраняются в течение эмбрионального развития потомства. Действительно, эктодерма должна продолжать расти во время деления материнского животного, поскольку она постепенно покрывает продукты деления со всех сторон и с помощью своих ресничек заставляет животное плавать в жидкостях своего хозяина. Через некоторое время реснички теряются, и отдельные части, на которые разделилось животное-мать, прикрепляются к какой-либо части полости тела хозяина; детеныш становится свободным, а остатки тела матери, вероятно, исчезают в результате растворения и резорбции^[77]. В этом случае останки животного—матери, по-видимому, в какой-то степени поглощаются эмбрионами - процесс, который иногда, хотя и очень редко, происходит в других местах. Мы едва ли можем рассматривать это как примитивное устройство или рассматривать как доказательство того, что "размножение" неизбежно оказывает фатальное воздействие на полипластидный организм.

У самцов масса сперматозоидов не увеличивает тело до такой степени, чтобы его стенки должны были поддаваться и, таким образом, обеспечивать выход, но крупные клетки эктодермы самопроизвольно атрофируются во время созревания, и по мере их опадения сперматозоидам тут и там предоставляется выход. В этом случае также распад тела не является следствием размножения, но размножение может иметь место только тогда, когда ему предшествовал распад тела!

В этом замечательном устройстве мы не можем разглядеть ничего, кроме очевидного приспособления жизни клеток тела к репродуктивным целям, и это приспособление стало возможным потому, что после удаления половых клеток тело перестало представлять какую-либо ценность для поддержания вида.

Но даже если мы предположим, что гибель ортонектид является, в смысле Гетте, следствием размножения, поскольку у двух форм - самок и самца - выдавливание массы развитых половых клеток или эмбрионов лишает организм физиологической возможности жить дольше, как мы можем объяснить необходимость смерти как прямое следствие размножения у всех Полипластид? Является ли тело —*сома*— многоклеточных организмов настолько несовершенно развитым по сравнению с репродуктивными клетками, что вытеснение последних влечет за собой гибель первых? На самом деле в большинстве случаев соотношение обратное; количество клеток организма обычно превышает количество зародышевых клеток в сто или тысячу раз, и в том, что касается питания, организм настолько полностью независим от репродуктивных клеток, что их вытеснение ни в малейшей степени не оказывает на него неблагоприятного воздействия. И если ортонектидоподобные предки многоклеточных были вынуждены отказаться от своей незначительной соматической части после вытеснения своих зародышевых клеток, потому что теперь она больше не могла поддерживать себя, следует ли из этого, что соматические клетки навсегда утратили способность к выживанию, даже когда их филетические потомки были окружены более благоприятными условиями? Должны ли они были унаследовать 'необходимость смерти' на все времена? Откуда произошла эта великая перемена в природе организмов, которые до дифференциации гомопластид в гетеропластиды были наделены бессмертием одноклеточных существ?

И следует помнить, что это всего лишь предположение, которое относит Ортонектиды к низшим многоклеточным организмам (гетеропластидам). Я не собираюсь особо подчеркивать этот момент, но формирование гастролы эмболом и отсутствие рта и пищеварительного канала показывают, что эти паразиты чрезвычайно дегенерировали, и то же самое можно сказать почти обо всех эндопаразитах. Гастрола, как независимый организм, без сомнения, изначально была снабжена и ртом, и желудком, а масса яйцеклеток, заполняющих ортонектиду самки, является адаптацией к паразитическому образу жизни, который, с одной стороны, делает обладание желудком излишеством, а с другой требует производства большого количества зародышевых клеток^[78]. Несомненно, что ортонектиды в их нынешнем виде не могли жить в свободном состоянии, а также что их адаптация к паразитизму не могла возникнуть в начале филетического развития многоклеточных, потому что они населяют морских звезд и немертин - обоих относительно высокоразвитых многоклеточных. Следовательно, во всяком случае, сомнительно, могут ли ортонектиды претендовать на то, чтобы считаться типичными формами низших гетеропластид, и можно ли рассматривать их размножение 'как типичное для неизвестных предков всех полипластид' (см., стр. 45). Если, однако, мы примем какой-либо организм, похожий на этих ортонектид, за древнейшую гетеропластиду, то, будучи свободноживущим организмом, он должен был иметь желудок, а окружающие его клетки должны были — целиком или частично — обладать способностью переваривать пищу; во всяком случае, все они не могли быть зародышевыми клетками, и поэтому маловероятно, чтобы смерть была прямым результатом вытеснения зародышевых клеток.

Давайте теперь рассмотрим способ, которым Гетте пытался объяснить передачу причины смерти, впервые проявившейся у ортонектид, от этих организмов ко всем более поздним многоклеточным, пока не будут достигнуты самые высшие формы. Точных доказательств этого предположения, к сожалению, нет, и доказательства ограничиваются сбором ряда случаев, в которых смерть и размножение происходят почти или полностью одновременно. Они ничего бы не доказывали, даже если бы *post hoc* всегда были *propter hoc*; и в противоположность им существует ряд случаев, в которых размножение и смерть происходят в разное время. При получении доказательств 'фатального влияния размножения' возможно ли указать на каждый случай внезапной смерти после акта яйцекладки или оплодотворения? Эти случаи встречаются среди многих высших животных, особенно у насекомых, и были собраны мной в более ранней работе^[79]. Очевидно, что такие случаи являются исключительными, но в ограниченном смысле совершенно верно, поскольку речь идет об этих отдельных случаях, что смерть возникает как следствие размножения. Самец пчелы, который неизменно погибает во время спаривания, несомненно, погибает в результате очень сильного нервного потрясения; а самка Пчела, отложившая все яйца сразу, умирает от 'истощения' — как бы мы ни пытались объяснить этот термин с физиологической точки зрения.

Можем ли мы заключить из этих случаев, что последствия размножения, в смысле Гетте, универсально фатальны; что размножение является позитивным и 'исключительным объяснением естественной смерти'? (I. с., стр. 32.) Мне нет нужды задерживаться на этих отдельных примерах, но я сразу обращаюсь к основанию всего вывода — основанию, которое, очевидно, неспособно поддерживать возведенную на нем надстройку. Гетте формально выводит идею о том, что смерть является необходимым условием размножения, из очень разнородного набора фактов. Когда мы исследуем эту коллекцию, мы обнаруживаем, что процесс, который принимается за смерть, не является одним и тем же во всех этих случаях, хотя то же самое верно и в отношении влияния размножения, которым, как предполагается, вызвана

смерть. Вся концепция возникает из процесса заращивания, который рассматривается как накопление репродуктивного материала, то есть как истинное размножение; и поскольку, согласно взгляду Гетте, образование зародышей всегда тесно связано с остановкой жизни, и поскольку, по его собственному определению, эта остановка жизни эквивалентна смерти, из этого следует, что при такой теории размножение по своей сущностной природе должно быть неразрывно связано со смертью. На данном этапе необходимо вспомнить, что Гетте подразумевает подпроцессом омоложения, и указать, что он имеет дело с чем-то совершенно отличным от "фатального влияния размножения", о котором только что упоминалось в отношении насекомых. 'Омоложение', связанное с инкапсуляцией и размножением, является, согласно Гетте, 'повторным выделением специфической протоплазмы, посредством которой идентичность ее вещества закрепляется наследственностью', "чудесным процессом, в котором коренятся явления, наиболее важные во всей жизни животного и фактически всех организмов — размножение и смерть' (I. с., стр. 81). Происходит ли такое восстановление на самом деле или нет, во всяком случае, я утверждаю, что показал выше, что оно не соответствует смерти у многоклеточных, и - если оно вообще представлено у этих последних — что его следует искать в репродуктивных клетках; и действительно, в другом отрывке сам Гетте поместил этот процесс в эти клетки.

В то время как у монопластид, согласно Гетте, причины предполагаемой смерти скрыты в этом таинственном превращении организма в репродуктивный материал, Гетте утверждает, что у полипластид (таких, как *Magosphaera*, гипотетически усовершенствованных для образования настоящих полипластид) причины смерти действуют так, что организм распадается на составляющие его клетки, все они остаются репродуктивными клетками — процесс, в котором, в отличие от "омоложения", нет ничего таинственного, и который, безусловно, не является настоящей смертью. . У ортонекидоподобных животных смерть наступает не в результате рассеивания репродуктивных клеток, а скорее потому, что оставшаяся часть животного настолько мала и истощена, что, будучи неспособной прокормить себя, она неизбежно погибает. С этого момента, по крайней мере, объект смерти и представление о ней остаются прежними, но теперь идея размножения претерпевает изменения. Когда рабдитные самки *аскарид* съедаются своим потомством, связан ли этот способ смерти с "омоложением протоплазмы"? (см., стр. 34.) Существует ли какая-либо глубокая глубинная связь между такой целью и сущностной природой воспроизводства? Тот же вопрос может быть задан в отношении 'редиев или спороцист трематод, которые превращаются в медленно отмирающие мешочки во время роста церкарий внутри них'. Мы не можем говорить о "фатальном влиянии размножения" ленточных червей только потому, что 'в зрелых сегментах вся организация дегенерирует под влиянием чрезмерного роста матки'. Она, конечно, дегенерирует, но только настолько, насколько этого требует развивающаяся масса яйцеклеток. На самом деле, при достаточно высокой температуре гибели не происходит, и такие зрелые сегменты ленточных червей расползаются сами по себе. Мы не можем не признать, что в этом, а также в вышеупомянутых случаях мы имеем дело с адаптацией к определенным совершенно особым условиям существования — адаптацией, ведущей к огромному развитию репродуктивных клеток в материнском организме, который больше не может принимать пищу или который стал совершенно излишним, потому что его долг перед своим видом уже выполнен. Если это пример смерти, присущей основной природе размножения, то такой же является гибель зрелого сегмента ленточного червя в желудочном соке свиньи, которая его ест.

У Гетте концепция размножения, как и концепция смерти, является изменчивой формой, которую он приветствует в любой форме, если только может использовать ее в качестве доказательства. Если смерть является необходимым следствием размножения, ее причина всегда должна быть по существу одной и той же и может быть выражена в одном из следующих предположений: (1) в необходимости "перечеканки" протоплазмы зародышевых клеток; но здесь смерть может затронуть только сами зародышевые клетки; (2) возможно, в лишении питания массы развивающегося репродуктивного материала, подобно тому, как смерть иногда происходит у мужчин из—за чрезмерного истощения системы, вызванного болезненными опухолями; (3) или в результате развития потомства в организме женщины. мать; это, однако, затронуло бы только самок и, следовательно, не могло бы иметь глубокого и общего значения: (4) из-за вытеснения половых клеток - яйцеклеток или сперматозоидов - и из—за невозможности дальнейшего питания, которая является следствием этого вытеснения — (Ортонектидов?): или (5), наконец, из—за чрезмерно сильного нервного потрясения, вызванного выбросом репродуктивных клеток.

Но ни одна из этих альтернатив не является универсальной и неизбежной причиной смерти. Это неопровержимо доказывает, что смерть не вытекает как внутренняя необходимость из размножения, хотя она может быть связана с последним, иногда так, а иногда и иначе. Но мы не должны упускать из виду тот факт, что во многих случаях смерть вообще не связана с размножением, поскольку многие многоклеточные организмы выживают в течение более длительного или более короткого периода после прекращения репродуктивных процессов.

На самом деле, я полагаю, что определенно показал, что среди одноклеточных животных не существует процесса, который был бы сравним с естественной смертью высших организмов. Естественная смерть впервые появилась у многоклеточных существ, и среди них первыми у гетеропластид. Более того, он был введен не из какой-либо абсолютной внутренней необходимости, присущей природе живой материи, а по соображениям полезности, то есть из потребностей, возникших не из общих условий жизни, а из тех особых условий, которые доминируют в жизни многоклеточных организмов. Если бы это было не так, одноклеточные существа также должны были бы быть наделены естественной смертью. Я уже высказывал эти идеи в другом месте^[80], и кратко указал, насколько, по моему мнению, естественная смерть целесообразна для многоклеточных организмов. Я нашел существенную причину для ограничения жизни многоклеточных организмов фиксированным и ограниченным периодом в износе, которому индивид подвергается в течение жизни. По этой причине 'чем дольше жил индивид, тем более неполноценным и искаленным он становился и тем менее совершенно выполнял предназначение своего вида' (l. c., стр. 24). Смерть казалась мне целесообразной, поскольку "изношенные особи не только не представляют ценности для вида, но даже вредны, поскольку занимают место здоровых" (l. c., стр. 24).

Я по-прежнему полностью придерживаюсь этого объяснения; конечно, не в том смысле, что когда-либо имела место реальная физическая борьба между смертными и бессмертными разновидностями какого-либо вида. Если Гетте понял меня таким образом, его можно оправдать краткими объяснениями, приведенными в эссе, на которое я ссылался; но когда он также приписывает мне мнение, что у таких гипотетически бессмертных многоклеточных существ был лишь очень ограниченный период размножения, я не вижу, какую часть рассматриваемого эссе можно привести в поддержку его утверждения. Только при некотором подобном предположении меня можно упрекнуть в допущении существования процесса естественного

отбора, который никогда не мог быть эффективным, потому что любое преимущество, полученное видом от сокращения продолжительности жизни, не могло проявиться в более быстром размножении короткоживущих особей. Утверждение "что в этом и в любом другом случае является достаточным объяснением процессов естественного отбора, чтобы сделать вероятным получение какого-либо преимущества"^[81] действительно ошибочно. Объяснение скорее должно заключаться в том, "что рассматриваемые формы навсегда передали бы свои характеры большему числу потомков, чем другие формы". Однако я еще не пытался детально продумать такие процессы естественного отбора, которые ограничили бы соматическую часть тела многоклеточных коротким сроком существования, и я только хотел подчеркнуть общий принцип, лежащий в основе всего процесса, не указывая точного способа, которым он действует.

Если я сейчас попытаюсь следовать этим курсом и теоретически реконструировать постепенное наступление естественной смерти у многоклеточных, я должен снова сослаться на критические замечания Гетте в отношении действия естественного отбора.

Я рассматриваю смерть как адаптацию и верю, что она возникла в результате действия естественного отбора. Гетте^[82], однако, делает из этого вывод, что 'первоначальное происхождение наследственной и, следовательно, (для рассматриваемой организации) необходимой смерти не объяснено, а уже предполагается'. 'Действие и значение принципа полезности состоит в выборе наиболее приспособленных из имеющихся под рукой структур и процессов, а не в непосредственном создании новых. Каждая новая структура возникает сначала, совершенно независимо от какой-либо полезности, из определенных материальных причин, присутствующих у ряда особей, и когда она доказала свою полезность и передается, она распространяется, согласно законам выживания наиболее приспособленных, в той группе животных, у которой она появилась. Это расширение будет увеличиваться с каждым повышением полезности в результате дальнейших структурных изменений, пока не распространится на всю группу. Таким образом, эта полезность влияет на сохранение и распространение новых структур, но не имеет никакого отношения к причинам их первичного возникновения и последующей передачи всем другим индивидам. Действительно, от этих наследственных причин зависит необходимость рассматриваемых структур, так что их полезность никоим образом не объясняет их необходимость".

Эти выводы, примененные к происхождению естественной смерти, вызванной внутренними причинами, показали бы, что она стала неизбежной и наследственной у ряда изначально бессмертных многоклеточных, прежде чем мог возникнуть какой-либо вопрос относительно преимуществ, извлекаемых из ее влияния. Такое влияние, должно быть, заключалось в том факте, что среди особей, унаследовавших предрасположенность к смерти, больше потомков пережило борьбу за существование и смогло приступить к размножению, чем среди потенциально бессмертных существ, которые пострадали бы в борьбе за существование и, следовательно, были бы подвержены еще большему повреждению. Следовательно, существующая необходимость естественной смерти у всех многоклеточных может происходить по непрерывной линии происхождения от первого многоклеточного смертного, смерть которого стала неизбежной по внутренним причинам, прежде чем принцип полезности смог сработать в пользу ее распространения".

В ответ на это я хотел бы подчеркнуть: очень часто утверждалось, что естественный отбор не может произвести ничего нового, а может лишь выдвинуть на первый план нечто, существовавшее ранее для осуществления выбора; но этот аргумент верен лишь в очень ограниченном смысле. Сложный мир растений и животных, который мы видим вокруг себя, содержит много такого, что мы могли бы назвать новым по сравнению с примитивными существами, из которых, как мы полагаем, все развилось путем естественного отбора. У примитивных форм не было ни листьев, ни цветов, ни пищеварительной системы, ни легких, ног, крыльев, костей или мышц, и все это, должно быть, возникло из них в соответствии с принципом естественного отбора. Эти примитивные формы были в определенном смысле предопределены для их развития, но только как возможности, а не по необходимости; и они не были заранее сформированы в них. Ход развития, как он имел место на самом деле, впервые стал необходимостью в результате действия естественного отбора, то есть путем выбора различных возможностей в соответствии с их полезностью для приспособления организма к внешним условиям его жизни. Если мы однажды примем принцип естественного отбора, то должны признать, что он действительно может создавать новые структуры, инстинкты и т.д., не внезапно и не прерывисто, а воздействуя мельчайшими этапами на появляющиеся вариации. Эти изменения или вариации следует рассматривать как очень незначительные и, как я недавно попытался показать^[83], количественные по своей природе; и только благодаря их накоплению возникают изменения, которые достаточно поразительны, чтобы привлечь наше внимание, так что мы называем их "новыми" органами, инстинктами и т.д.

Эти процессы можно сравнить с путешествием человека, который из определенной точки идет пешком короткими этапами, в любой момент времени и в любом направлении. Тогда у него есть выбор из бесконечного числа маршрутов по всей земле. Если такой человек начинает свои странствия, повинаясь импульсу своей собственной воли, своему собственному удовольствию или интересу, продвигаясь вперед, вправо или влево или даже назад, с более длинными или более короткими паузами и начиная в любое определенное время, — очевидно, что выбранный маршрут заложен в самом человеке и определяется его собственным особым темпераментом. Его суждения, опыт и склонности будут влиять на его курс на каждом этапе его путешествия, по мере возникновения новых обстоятельств. Он свернет с горы, которую считает слишком высокой, чтобы на нее можно было взобраться; он свернет вправо, если это направление окажется более удобным для перехода через разлившийся ручей; он отдохнет, когда достигнет удобного места для привала, и поспешит дальше, когда узнает, что его окружают враги. И, несмотря на предоставленный ему совершенно свободный выбор, курс, который он выберет, фактически определяется как местом и временем его отправления, так и обстоятельствами, которые — всегда встречающиеся на каждом этапе путешествия — толкают его в ту или иную сторону; и если бы все факторы можно было установить в мельчайших деталях, его курс можно было бы предсказать с самого начала.

Такой путешественник представляет собой биологический вид, и его маршрут соответствует изменениям, которые вызываются в нем естественным отбором. Изменения определяются физической природой вида и условиями жизни, которыми он окружен в любой данный момент времени. В каждой точке может произойти ряд различных изменений, но на самом деле будет развиваться только то из них, которое является наиболее полезным при существующих внешних условиях. Вид будет оставаться неизменным до тех пор, пока он находится в совершенном равновесии со своим окружением, и как только это равновесие будет нарушено, он начнет меняться. Может также случиться, что, несмотря на все давление конкурирующих видов,

дальнейших изменений не происходит, потому что ни одно из бесчисленных очень незначительных изменений, которые единственно возможны в любой момент времени, не может помочь в борьбе; точно так же путешественник, преследуемый превосходящим его по силе врагом, вынужден уступить, когда его загоняют к морю. Только лодка могла бы спасти его, без нее он должен погибнуть; и поэтому иногда случается, что вид может быть спасен от уничтожения только заметными изменениями, а их он не в состоянии произвести.

И точно так же, как путешественник в течение своей жизни может удаляться на неограниченное расстояние от своей отправной точки и может избрать самый извилистый маршрут, так и структура исходного организма претерпела многочисленные изменения за время своей земной жизни. И точно так же, как путешественник сначала сомневается, выйдет ли он когда-нибудь за пределы непосредственной близости от своей отправной точки, и все же через несколько лет обнаруживает, что находится очень далеко от нее, — так и незначительные изменения, отличающие первую группу поколений организма, ведут через бесчисленные другие группы к формам, которые кажутся совершенно отличными от первых, но которые произошли от них путем наиболее постепенного перехода. Все это настолько очевидно, что вряд ли нуждается в метафоре для объяснения, и все же это часто понимают неправильно, как показывает утверждение, что естественный отбор не может создать ничего нового: факт в том, что он настолько суммирует и комбинирует незначительные отклонения, представленные естественной изменчивостью, что он постоянно производит что-то новое.

Если мы рассмотрим введение естественной смерти в связи с предыдущими утверждениями, мы можем представить процесс происходящим таким образом, что — с дифференциацией гетеропластид от гомопластид и появлением разделения труда среди однородных клеточных колоний — естественный отбор воздействовал не только на физиологические особенности питания, передвижения, осязания или размножения, но также и на продолжительность жизни отдельных клеток. Во всяком случае, на этой стадии развития не было бы дальнейшей необходимости поддерживать власть безграничной продолжительности. Следовательно, соматические клетки могли бы принять такое строение, которое исключало бы возможность бесконечной жизни, при условии только, что такое строение было бы для них благоприятным.

Можно возразить, что клетки, предки которых обладали способностью жить вечно, не могли стать потенциально смертными (то есть подверженными смерти от внутренних причин) ни внезапно, ни постепенно, поскольку такое изменение противоречило бы предположению, приписывающему бессмертие их предкам и продуктам их деления. Этот аргумент справедлив, но он применим только до тех пор, пока потомки сохраняют первоначальную конституцию. Но как только два продукта деления потенциально бессмертной клетки приобретают различное строение в результате неравного деления, возникает другая возможность. Теперь вполне возможно, что один из продуктов деления может сохранить физическое строение, необходимое для бессмертия, но не другой; точно так же возможно, что такая клетка, приспособленная к бесконечной жизни, может отпочковать небольшую часть, которая проживет долгое время без всех жизненных возможностей, которыми обладает родительская клетка; опять же, возможно, что такая клетка может выделять определенное количество органического вещества (истинных выделений), которое уже мертво в момент выхода из тела. Таким образом, возможно, что может иметь место истинное неравномерное клеточное деление, при котором только одна половина обладает условиями, необходимыми для увеличения; и точно так же возможно, что строение клетки определяет фиксированную продолжительность ее жизни, примеры чего находятся

перед нами в большом количестве клеток высших многоклеточных, которые разрушаются в процессе выполнения своих функций. Чем более специализированной становится клетка, или, другими словами, чем больше на нее возлагается только одна отдельная функция, тем более вероятно, что это так: кто тогда может сказать нам, была ли ограниченная продолжительность жизни вызвана ограниченными функциями клетки или же она была обусловлена другими преимуществами^[84]? В любом случае мы должны утверждать, что недостатки, возникающие из-за ограниченного срока службы клеток, более чем компенсируются преимуществами, которые являются результатом их высокоэффективных специализированных функций. Хотя ни одна из функций организма не обязательно сопровождается ограниченной продолжительностью жизни клеток, которые ее выполняют, что подтверждается устойчивостью одноклеточных форм, тем не менее любая из них или все они могут привести к такому ограничению существования без какого-либо ущерба для вида, как доказано многоклеточными. Но репродуктивные клетки не могут быть ограничены таким образом, и только они свободны от этого. Они не могли потерять свое бессмертие, если действительно Многоклеточные произошли от бессмертных Простейших, ибо по самой природе этого бессмертия оно не может быть утрачено. С этой точки зрения тело, или *сому*, предстает в определенном смысле как вторичный придаток реального носителя жизни — репродуктивных клеток.

Точно так же, как стало возможным дифференцировать специфические соматические клетки из числа химико-физических вариаций, представленных в протоплазме, посредством естественного отбора, пока, наконец, каждая функция организма не стала выполняться клетками своего особого вида; точно так же могло быть возможным сохранение только тех вариаций, строение которых предполагало прекращение активности через определенное фиксированное время. Если бы это стало правдой для всей массы соматических клеток, мы бы тогда впервые столкнулись с естественной смертью. Должны ли мы рассматривать это ограничение жизни специфических соматических клеток как простое следствие их дифференцировки или в то же время как следствие сил естественного отбора, специально направленных на такую цель, — представляется сомнительным. Но я сам скорее склонен придерживаться последней точки зрения, ибо, если бы соматическим клеткам было выгодно сохранять бесконечную жизнь своих предков — одноклеточных организмов, эта цель могла бы быть достигнута, точно так же, как в более поздний период, у высших многоклеточных, стало возможным увеличить продолжительность жизни и размножения в сто или тысячу раз. Во всяком случае, нельзя привести никаких причин, которые свидетельствовали бы о невозможности такого достижения.

С нашими недостаточными знаниями трудно предположить непосредственные причины такого избирательного процесса. Кто может указать с каким-либо чувством уверенности на прямые преимущества, в которых соматические клетки, способные к ограниченной продолжительности жизни, превосходили те, которые способны к вечной продолжительности жизни? Возможно, дело было в лучшем выполнении их особых физиологических задач, возможно, в дополнительном материале и энергии, доступных репродуктивным клеткам в результате отказа от соматических клеток; или, возможно, такая дополнительная сила придавала всему организму большую сопротивляемость в борьбе за существование, чем она была бы, если бы было необходимо регулировать работу всех клеток на соответствующий срок.

Но в настоящее время мы не в состоянии получить ясного представления о внутренних состояниях организма, особенно когда мы имеем дело с низшими многоклеточными

организмами, которые, по-видимому, очень редко встречаются в настоящее время и о жизненных явлениях которых мы знаем только то, что они проявляются у двух видов, оба сомнительного происхождения. Кроме того, оба вида утратили большую часть своей первоначальной природы, как в структуре, так и в функциях, в результате своего паразитического образа жизни. Об ортонектидах и дициемидах мы кое-что знаем, но о размножении в единственной свободной непаразитарной форме, открытой Ф. Э. Шульце и названной им *Trichoplax adhaerens*, мы вообще ничего не знаем, а о его жизненных феноменах слишком мало, чтобы представлять какую-либо ценность для целей этого эссе.

На этом этапе целесообразно еще раз вернуться к происхождению смерти у многоклеточных от ортонектид, поскольку Гетте пытался вывести это, когда он упустил из виду тот факт, что, согласно его теории, естественная смерть унаследована от монопластид и, следовательно, не могла возникнуть заново у полипластид. Согласно этой теории, смерть обязательно должна была наступить у низших многоклеточных в результате вытеснения зародышевых клеток и в результате постоянного повторения должна была стать наследственной. Однако мы не должны забывать, что в данном случае причина смерти исключительно внешняя, под чем я подразумеваю, что соматические клетки, которые остались после вытеснения репродуктивных клеток, были неспособны питаться дольше или, во всяком случае, в достаточном объеме; и что причина их смерти заключалась не в их строении, а в неблагоприятных условиях, которые их окружали. Это не столько процесс естественной, сколько искусственной смерти, регулярно возникающий у каждого человека в соответствующий период, потому что в определенный период жизни организм попадает под влияние одних и тех же неблагоприятных условий. Это точно так же, как если бы условия жизни неизменно приводили к смерти от голода на определенном этапе жизни определенного вида. Но мы знаем, что смерть возникает по чисто внутренним причинам среди высших многоклеточных организмов и что вся организация ожидает ее как нормального конца жизни. Следовательно, это объяснение, основанное на ортонектидах, ничего не дает, и нам следует искать внутренние причины истинной естественной смерти дальше, на более поздней стадии развития многоклеточных.

Другая теория могла бы основываться на предположении, что естественная смерть с течением времени была вызвана искусственной смертью, которая всегда наступала на одной и той же стадии жизни каждого отдельного человека — как мы предположили в случае с Ортонектидами. Я не могу согласиться с этой точкой зрения, поскольку она предполагает передачу приобретенных символов, что в настоящее время недоказано и не должно предполагаться, что это происходит, пока это не будет прямо или косвенно продемонстрировано^[85]. Я не могу представить себе никакого способа, которым соматические клетки могли бы сообщить об этой предполагаемой смерти от голода репродуктивным клеткам таким образом, чтобы соматические клетки получившегося потомства самопроизвольно умирали от голода тем же способом и в соответствующее время, что и соматические клетки родителя. Было бы так же невозможно представить теоретическую концепцию такой передачи, как и предполагаемый случай, когда котята рождаются без хвоста после того, как родительский хвост был купирован; хотя, чтобы провести параллель между случаями, хвосты котят должны быть потеряны в тот же период жизни, что и у родительницы. И, на мой взгляд, мы не прибавляем понятности такой идее, предполагая искусственное удаление хвостов через сотни поколений. Такие изменения, да и вообще все изменения, как я думаю, мыслимы и действительно возможны только тогда, когда они возникают изнутри, то есть когда они возникают в результате изменений в репродуктивных клетках. Но мне нетрудно поверить, что вариации в этих клетках имели место во

время перехода от гомопластид к гетеропластидам, вариации, которые сформировали материал, на котором мог действовать непрерывный процесс естественного отбора, и, таким образом, привели к дифференцировке ранее идентичных клеток колонии в непохожие — некоторые стали скоропортящимися соматическими клетками, а другие - бессмертными репродуктивными клетками.

В любом случае было бы заблуждением полагать, что мы объяснили естественную смерть, выведя ее из истощения *сомы* Ортонектидов с помощью недоказанного предположения о передаче приобретенных вариаций. Сначала мы должны объяснить, почему эти организмы производят лишь ограниченное количество репродуктивных клеток, которые выталкиваются все сразу, так что *сoma* становится беспомощной. Почему репродуктивные клетки не должны созреть последовательно, как это происходит косвенно у монопластид, то есть в последовательности поколений, и как это происходит непосредственно в большом количестве у многоклеточных? Тогда *соме* не было бы необходимости умирать, поскольку всегда присутствовало бы несколько репродуктивных клеток, которые делали бы возможным сохранение особи. Фактически, весь механизм — образование репродуктивных клеток только за один раз и их внезапное вытеснение — предполагает гибель соматических клеток и является адаптацией к ней, точно так же, как саму эту гибель следует рассматривать как адаптацию к одновременному созреванию и внезапному вытеснению генеративных клеток. Короче говоря, альтернативы высказанному выше предположению нет, а именно. что смертность соматических клеток возникла в результате дифференцировки первоначально гомогенных клеток полипластид в разнородные клетки гетеропластид. И это первое начало естественной смерти.

Вероятно, сначала соматических клеток было не больше, чем репродуктивных, и пока это имело место, явление смерти было незаметным, поскольку тех, кто умер, было очень мало. Но по мере того, как соматических клеток относительно увеличивалось, тело приобретало большее значение по сравнению с репродуктивными клетками, пока смерть, по-видимому, не затронула всего индивидуума, как у высших животных, от которых почерпнуты наши представления об этом предмете. В действительности, однако, только одна часть умирает естественной смертью, но по размерам эта часть намного превосходит то, что остается и является бессмертным, — репродуктивные клетки.

Гетте оспаривает утверждение о том, что идея смерти обязательно подразумевает существование трупа. Следовательно, он утверждает, что клеточный мешок, который остается после вытеснения репродуктивных клеток среди Ортонектид и который в конечном итоге погибает, не является трупом; 'поскольку он представляет собой целостный организм не в большей степени, чем изолированная эктодерма любой другой гетеропластиды' (l. c., стр. 48). Но это всего лишь популярное представление о том, что труп должен представлять весь организм. В случаях насильственной смерти эта идея верна, потому что тогда также погибают репродуктивные клетки. Но как только мы признаем, что репродуктивные клетки, с одной стороны, и соматические клетки, с другой, образуют соответственно бессмертную и смертную части многоклеточного организма, тогда мы должны признать, что только последняя, то есть *сoma* без репродуктивных клеток, подвергается естественной смерти. Тот факт, что все репродуктивные клетки не покинули тело (как это иногда бывает) до наступления естественной

смерти, не влияет на это зачатие. У насекомых, например, может случиться так, что естественная смерть наступает до того, как все репродуктивные клетки созреют, и эти последние затем умирают вместе с *сомой*. Но это не имеет никакого значения для их потенциального бессмертия, так же как и не изменяет научную концепцию трупа. Идея естественной смерти включает в себя идею трупа, который состоит из *сомы*, и когда последняя содержит репродуктивные клетки, они погибают не от естественной смерти, которая к ним никогда не применима, а от несчастного случая. Они погибают от смертисомы точно так же, как они могли бы погибнуть от любой другой случайной причины смерти.

На научную концепцию трупа не влияет, остается ли мертвая *сома* целой в течение некоторого времени или сразу распадается на куски. Поэтому я не могу согласиться с Гетте, когда он отрицает, что Ортонектида обладает 'возможностью превращения в труп' (в его понимании этого слова), потому что 'ее смерть заключается в разрушении структуры организма'. Когда детеныши рабдитной формы *Ascaris nigrovenosa* проникают сквозь стенки тела своего родителя, вызывают его разложение и, наконец, пожирают его, весь организм исчезает, и было бы трудно сказать, существует ли труп в общепринятом смысле этого слова. Но, с научной точки зрения, труп, безусловно, есть; настоящая *сома* животного умирает, и ее, как бы она ни была разделена, следует рассматривать как труп. Тот факт, что естественную смерть так трудно определить без какого-либо точного представления о том, что подразумевается под трупом, доказывает необходимость выработки научного представления о значении последнего. Нет смерти без трупа - будь он маленьким или большим, целым или разорванным на куски.

Если мы сравним тела высших многоклеточных с телами низших, мы сразу увидим, что структура тела не только увеличилась в размерах и усложнилась в том, что касается *сомы*, но мы также увидим, что появился еще один фактор, который оказывает наиболее важное влияние на увеличение продолжительности жизни. Это замена клеток путем размножения. Соматические клетки приобрели (по крайней мере, в большинстве тканей) способность к размножению после того, как организм полностью развился из репродуктивных клеток. Клетки, подвергшиеся гистологической дифференцировке, могут увеличиваться за счет деления и, таким образом, замещать те, которые постоянно разрушаются в ходе метаболизма. Разница между высшими и низшими многоклеточными в этом отношении заключается в том факте, что у последних существует только одно поколение соматических клеток, и они расходуются в процессе метаболизма почти одновременно с экструдированием репродуктивных клеток, в то время как у первых наблюдаются последовательные поколения соматических клеток. В другом месте я пытался объяснить продолжительность жизни в животном царстве с помощью применения этого принципа и пытался показать, что ее различная продолжительность определяется у разных видов различным числом поколений соматических клеток.^[86] Конечно, различная продолжительность каждого клеточного поколения существенно влияет на общую продолжительность жизни, и опыт учит нас, что продолжительность клеточных поколений различается не только у низших многоклеточных по сравнению с высшими, но даже у различных видов клеток одного и того же вида животных.

Мы должны пока оставить без ответа вопрос — от каких изменений в физическом строении протоплазмы зависит изменение способности к продолжительности жизни клетки; и каковы причины, которые определяют большее или меньшее число клеточных поколений. Я упоминаю об этой очевидной трудности, потому что принято встречать каждую попытку глубже разобраться в обычных явлениях жизни упреком в том, что так много еще остается

необъясненным. Если мы должны ждать объяснения этих процессов до тех пор, пока не выясним молекулярную структуру клеток вместе с изменениями, которые происходят в этой структуре, и последствиями изменений, мы, вероятно, никогда не поймем ни того, ни другого. За сложными процессами жизни можно следить лишь постепенно, и мы можем надеяться решить великую проблему, только атакуя ее со всех сторон.

Поэтому, на мой взгляд, будет шагом вперед, если мы предположим, что продолжительность жизни зависит от числа поколений соматических клеток, которые могут сменять друг друга в течение одной жизни; и, более того, что это число, а также продолжительность каждого поколения отдельной клетки предопределены в самом зародыше. Мне кажется, что эта точка зрения подтверждается очевидным фактом, что продолжительность каждого клеточного зарождения, а также количество поколений значительно увеличиваются по мере того, как мы переходим от низших к высшим многоклеточным организмам.

В более ранней работе^[87] Я попытался показать, как именно продолжительность жизни приспосабливается к условиям, которыми она окружена; как она удлиняется или укорачивается в процессе образования видов в зависимости от условий жизни в каждом из них; короче говоря, как происходит адаптация к этим условиям на протяжении всего периода. Однако некоторые моменты не были затронуты в упомянутой работе, и они требуют обсуждения; их рассмотрение также прольет некоторый свет на происхождение естественной смерти и форм жизни, на которые она влияет.

Выше я объяснил ограниченную продолжительность жизни соматических клеток низших многоклеточных — ортонектид — как феномен адаптации и приписал это действию естественного отбора, в то же время указав, что существование бессмертных многоклеточных организмов возможно. Если монопластиды способны размножаться путем деления в течение всего времени, то их потомки, в которых разделение труда вызвало противоположность репродуктивных и соматических клеток, могли бы делать то же самое. Если бы гомопластидные клетки воспроизводили себе подобных непрерывно, то для двух видов гетеропластидных клеток была бы возможна равная продолжительность жизни; они тоже могли бы быть бессмертными, поскольку бессмертие зависит только от способности к неограниченному размножению.

Но способность к существованию, которой обладает любой вид, зависит не только от внутренней силы; на нее также влияют условия внешнего мира, и это делает необходимым процесс, который мы называем адаптацией. Таким образом, столь же немыслимо, чтобы гомогенная или гетерогенная клеточная колония, обладающая физиологической ценностью многоклеточной особи, продолжала расти до неограниченной степени путем непрерывного клеточного деления, как немыслимо, чтобы одноклеточное существо увеличивалось в размерах до неограниченной степени. В последнем случае процесс клеточного деления накладывает ограничение на размер, достигаемый в результате роста. В первом случае требования к питанию, дыханию и движению должны предписывать ограничение роста клеточной колонии, которая составляет особь высших видов, точно так же, как в случае одноклеточных монопластид, и это не повлияет на аргумент, если мы будем считать, что это ограничение определяется процессом естественного отбора. Регулировать отношения отдельных клеток колонии друг к другу можно было бы только путем установления количества клеток в узких пределах. Во время развития *магосферы* — одного из гомопластидов — клетки располагаются в виде полый сферы, заключенной в студенистую оболочку. Но тот факт, что размножение не

следует простому неизменному ритму одноклеточных организмов, имеет большее значение; ибо возникает ритм более высокого порядка, при котором каждая клетка колонии отделяется от своих соседей, когда достигает определенного размера, и продолжается путем очень быстрых последовательных делений, давая начало определенному числу частей, которые образуют новую колонию. Количество делений контролируется количеством клеток, которыми ограничена колония, и поначалу это число могло быть очень небольшим. С введением этого вторичного высшего ритма во время размножения первый зародыш полипластидов стал очевидным; ибо тогда каждый процесс деления не был, как у одноклеточных организмов, эквивалентен всем остальным; ибо в колонии из десяти клеток первое деление отличается от второго, третьего или десятого как по размеру продуктов деления, так и по удаленности от конца процесса. Это вторичное деление и есть то, что мы знаем как сегментацию.

Мне кажется, не имеет большого значения, происходит ли первый процесс сегментации в воде или внутри кисты, хотя вполне возможно, что необходимость в какой-то защитной структуре возникла в очень ранний период, чтобы оградить сегментирующуюся клетку от опасности.

Невозможно принять концепцию Гетте о зародыше (Keim), и в этот момент возникает вопрос о ее истинном значении. Я бы предложил включить под этот термин каждую клетку, цитод или группу клеток, которые, хотя и не обладают структурой зрелой особи данного вида, обладают способностью развиться в нее при определенных обстоятельствах. Теперь акцент делается на выражении "развитие", которое является чем-то противоположным простому росту без изменения формы. Клетка, которая становится полноценной личностью только за счет роста, - это не зародыш, а индивидуум, хотя и очень маленький. Например, маленький инкапсулированный Гелиозон, который возникает как продукт многократного деления, не является зародышем в нашем смысле этого слова. Это особь, обладающая всеми характерными признаками своего вида, и ей достаточно выпячивать втянутые отростки (псевдоподии) и вбирать вытесненную воду (образование вакуолей), чтобы стать способной жить в свободном состоянии. В этом смысле слова микробы не ограничиваются полипластидами, но встречаются во многих монопластидах. Тем не менее, на мой взгляд, существует глубокая и существенная разница между микробами этих двух групп. И это заключается не столько в морфологическом, сколько в развивающем значении этих структур. Насколько я смог сопоставить факты, я могу утверждать, что зародыши монопластид полностью вторичного происхождения и никогда не формировали филетическое происхождение вида, у которого они обнаружены. Например, спорообразование грегаринов является результатом постепенно усиливающегося процесса деления, который был сосредоточен в период инкапсуляции; и это было вызвано необходимостью быстрого размножения из-за паразитической жизни и неблагоприятного окружения этих животных. Если бы грегарины были свободноживущими животными, они не нуждались бы в таком методе размножения. Инцистированное животное, вероятно, разделилось бы на восемь, четыре или две части, или, возможно, подобно многим инфузориям^[88], оно вообще не делилось бы, так что все размножение зависело бы только от простого деления в свободном состоянии.

Первоначальным способом размножения монопластид, несомненно, было простое деление. Это стало связано с инцистацией, которая первоначально происходила без размножения; и только когда делений в кисте стало чрезмерно много, появились такие мельчайшие пластыды, что потребовался подлинный процесс развития, чтобы произвести полных особей. Здесь мы имеем общую концепцию зародыша, как я ее определил. Его ограничения, естественно,

определены не очень четко, поскольку невозможно провести абсолютное различие между простым ростом и истинным развитием, сопровождающимся изменениями формы и структуры. Например, *Protomyxa aurantiaca* Геккеля делится внутри своей кисты на многочисленные пластиды, о которых можно говорить как о микробах. Но изменения формы, которые они претерпевают, прежде чем стать молодыми *Протомиксами*, очень малы и по большей части зависят от расширения тела, которое существовало в капсуле в виде сжатой грушевидной массы. Поэтому правильнее говорить только о простом росте продуктов деления родительского организма и рассматривать эти продукты скорее как молодые *протомиксы*, чем как зародыши. С другой стороны, молодые животные, которые появляются из зародышей ("спор") *Gregarina gigantea*, описанные Э. ван Бенеденом, существенно отличаются от взрослых особей и проходят ряд стадий развития, прежде чем они принимают характерную форму стада.

Это настоящая разработка^[89]. Но такой способ образования и развития зародышей встречается наиболее часто, хотя и не исключительно, у паразитических монопластид, и один этот факт указывает на их вторичное происхождение. Это форма онтогенетического развития, отличающаяся от таковой у полипластид тем, что она не возвращается к филетически примитивному состоянию вида, а, напротив, демонстрирует стадии, которые впервые проявляются в филетическом развитии конкретной формы. Псоросеменные растения сформировались только после того, как грегарины сформировались как группа. Выползающие из них амебоидные организмы никоим образом нельзя рассматривать как примитивные формы грегаринов, даже если последние могли быть похожи на них, но они являются ценогенетическими формами, полученными в результате необходимости производства многочисленных и очень мелких зародышей. Необходимость процесса подлинного развития, возможно, зависит от небольшого количества материала, содержащегося в одном из этих микробов, и от других условий, таких как смена хозяина, смена среды и т.д. Следовательно, получается, что фундаментальный закон биогенеза неприменим к монопластидам; поскольку эти формы либо полностью лишены подлинного онтогенеза и обладают только возможностью роста, либо они наделены только ценогенетическим онтогенезом^[90].

Некоторые авторитеты могут быть склонны ограничить приведенное выше предположение и утверждать, что мы должны допустить возможность того, что мы, вероятно, время от времени встречаемся с онтогенезом, стадии которого в значительной степени соответствуют наиболее важным этапам филетического развития вида, и что онтогенетическое повторение филогенеза, хотя и не является правилом, все же может происходить как редкое исключение у простейших.

Однако тщательное рассмотрение данного вопроса указывает на то, что возникновение такого исключения крайне маловероятно. Такой онтогенез мог бы, например, произойти, если бы одна из низших монопластид, такая как монерон, развилась в более высокую форму, такую как одна из жгутиковых, со ртом, глазным пятном и кортикальным слоем, при таких внешних условиях, что для существования ее вида было бы выгодно, чтобы она больше не воспроизводила себя простым делением, но чтобы периодическое образование кисты (которое, возможно, ранее было частью истории жизни) было связано с возникновением многочисленных делений внутри самой кисты и с развитием рака. образование микробов. Мы должны предположить, что либо эти зародыши были настолько крошечными, что молодые животные не могли превратиться в жгутиконосцев напрямую, либо что им было выгодно передвигаться и питаться как Монеры в ранний период и постепенно приобретать более сложную структуру родительского организма. Другими словами, филетическое развитие шло бы рука об руку с соответствующим ему

онтогенезом, хотя и не по какой-либо внутренней причине, а как адаптация к существующим условиям жизни. Но предполагаемая трансформация вида также зависела от тех же условий жизни, которые, следовательно, должны были иметь такую природу, чтобы одновременно вызывать, путем интеркаляции зародышей и подлинного развития, эволюцию рассматриваемой формы на последней стадии ее онтогенеза и поддержание ее первоначального состояния на начальной стадии. Такое стечение обстоятельств вряд ли могло когда-либо произойти. Против возникновения такой трансформации, как мы предполагали, действительно можно было бы возразить, что предполагаемое образование очень большого количества микробов не происходит среди свободноживущих монопластид. Те, которые приобрели паразитические привычки, должны быть более молодыми филетическими формами, поскольку их первый хозяин — будь то низкоорганизованный или высокоорганизованный многоклеточный — должен был появиться до того, как они смогли получить к нему доступ и приспособиться к условиям паразитической жизни, а к этому времени жгутиковые инфузории уже сформировались. Гораздо менее вероятно, что сохранение или, скорее, интеркаляция наследственной формы происходила бы в онтогенетическом цикле, состоящем из ряда стадий, а не только из двух, как в нашем примере. Ибо, как только размножение может быть осуществлено простым делением взрослой особи, не только нет причин, по которым более ранние филетические стадии должны повторяться снова и снова, но такое повторение просто невозможно. Следовательно, мы не можем заключить, что аномальные ранние стадии монопластид, таких как *ацинетета*, соответствуют ранней форме филетического развития.

Предположим, например, что ацинетарии произошли от инфузорий, тогда эта трансформация должна была произойти в ходе продолжающегося деления предка инфузорий — частично связанного с инцистированием, но по большей части независимо от него. Из мириад поколений, которые мог занять такой процесс развития, возможно, первая группа двигалась с помощью сосательных процессов, в то время как вторая постепенно перенимала оседлый образ жизни, и на протяжении всего длинного ряда каждое последующее поколение должно было быть почти точно таким же, как его предшественник, и всегда должно было состоять из особей, обладающих признаками вида.

Это не исключает возможности того, что, несмотря на предполагаемый малоподвижный образ жизни, потребность в передвижении и добывании пищи в свежих местах могла возникнуть в какой-то период жизни. Но всякий раз, когда вместо простого деления происходит образование роевых спор, это не зависит от сохранения предковой формы в онтогенетическом цикле, а происходит из-за внедрения совершенно новой стадии онтогенеза, которая оказывается похожей на предковую форму, обладающую ресничками и т.д.

Я полагаю, что теперь я достаточно объяснил приведенное выше утверждение о том, что повторение филогенеза в онтогенезе не происходит и не может происходить среди одноклеточных организмов.

С полипластидами дело обстоит наоборот. Насколько нам известно, нет такого вида, который не возвращался бы — либо у каждой особи, либо после длительных циклов, включающих множество особей (смена поколений), — неизменно к монопластидному состоянию. Это относится от низших форм, таких как *магосфера* и ортонектиды, до самых высоких. В последнем всегда встречается большое количество промежуточных филетических стадий, хотя некоторые

из них были опущены в результате концентрации в онтогенезе, в то время как другие иногда вставлялись.

Очевидной причиной этого очень важного механизма является половое размножение. Даже если это скорее гипотеза, чем факт, мы тем не менее должны принять ее безоговорочно, потому что это метод размножения, встречающийся повсюду. Это правило присуще каждой группе животного царства и отсутствует лишь у нескольких видов, у которых оно заменено партеногенезом. В этих последних случаях половое размножение может быть локальным и полностью отсутствовать только в определенных районах (*Apus*), или оно может быть лишь кажущимся недостаточным; в некоторых случаях, где оно, несомненно, отсутствует, столь же несомненно, что оно присутствовало в более ранний период (*Limnadia Hermannii*). Мы пока не можем определить, не приведет ли его потеря к вырождению и окончательному исчезновению рассматриваемого вида.

Если сущностная природа полового размножения зависит от сопряжения двух эквивалентных, но непохожих морфологических элементов, тогда мы можем понять, что многоклеточное существо может достичь полового размножения только тогда, когда в его развитии присутствует одноклеточная стадия; поскольку слияние целых многоклеточных организмов таким образом, чтобы слияние происходило только между эквивалентными клетками, казалось бы невыполнимым. Следовательно, необходимость полового размножения подразумевает также необходимость возврата к исходному состоянию Полипластидов — состоянию отдельной клетки, — и только от этого зависит фундаментальный закон биогенеза. Следовательно, этот закон применим только к полипластидам и не применим к монопластидам; и предположение Гетте о том, что последние возвращаются к примитивному состоянию организма во время их инкапсуляции (омоложения), не находит подтверждения в этом аспекте вопроса.

У меня уже был предыдущий случай^[91] относил полезность смерти к окончательному факту, что бесконечная жизнь многоклеточного тела была бы бесполезной роскошью, и к тому факту, что особи с течением времени обязательно получили бы травмы и, следовательно, были бы 'не только бесполезны для вида, но ... даже вредные, ибо они заменяют те, которые являются здоровыми' (л. к., стр. 24). Я мог бы также сказать, что такие поврежденные люди рано или поздно станут жертвами какой-нибудь случайной смерти, так что не будет никакой возможности для настоящего бессмертия. Теперь я предлагаю рассмотреть это утверждение немного внимательнее и вернуться к вопросу, на который уже ссылались ранее.

Очевидно, что изложенные выше преимущества не были мотивом, побудившим естественный отбор преобразовать бессмертную жизнь монопластид в жизнь ограниченной продолжительности, которой обладают гетеропластиды, или, точнее, который привел к ограничению потенциального бессмертия репродуктивными клетками последних. Во всяком случае, теоретически возможно, что между смертными и бессмертными особями определенного вида многоклеточных может возникнуть борьба и что естественный отбор может обеспечить успех первых, потому что чем дольше жили бессмертные особи, тем более дефектными они становились и в результате давали более слабое потомство в меньшем количестве. Вероятно, ни у кого не хватило бы смелости предложить такой грубый пример естественного отбора. И все же я осмеливаюсь думать, что принцип естественного отбора здесь также должен быть принят во внимание и даже играет, хотя скорее негативную, чем

положительную роль, очень существенную роль в определении продолжительности жизни у многоклеточных.

Когда соматические клетки первых гетеропластид перестали быть бессмертными, такая потеря никоим образом не помешала бы им вновь обрести это состояние. Точно так же, как при дифференцировке первых соматических клеток низших гетеропластид их продолжительность была ограничена продолжительностью одного клеточного поколения, так и у них, должно быть, была возможность в более поздний период и, если возникала необходимость, продлить их продолжительность на два, три или более поколений. И если моя теория о продолжительности жизни у многоклеточных хорошо обоснована, то эти клетки на самом деле увеличили свою продолжительность примерно до такой же степени, как у организма, к которому они принадлежат. Нет никаких оснований для предположения, что невозможно зафиксировать количество поколений клеток на бесконечности, — как это фактически происходит в случае репродуктивных клеток, — но, с другой стороны, уже было показано, что очевидно, что такое расширение противоречит принципу полезности. Для вида никогда не могло быть выгодно производить искалеченных особей, и поэтому бесконечная продолжительность жизни особей никогда больше не появлялась среди многоклеточных. До сих пор ограниченная продолжительность жизни многоклеточных могла быть объяснена никчемностью или даже вредной природой индивидуумов, которые, хотя и были бессмертны, тем не менее были подвержены износу. Этот факт объясняет, почему бессмертие так и не появилось вновь, он объясняет преобладание смерти, но это не было единственной первопричиной этого явления. Скоропортящаяся и уязвимая природасомы была причиной, по которой природа не прилагала никаких усилий, чтобы наделить эту часть личности неограниченно долгой жизнью.

Гетте считает, что размножению присуща смерть, и в определенном смысле это верно, но не так, как он предполагал в целом.

Выше я попытался показать, что для сохранения вида среди низших многоклеточных наиболее выгодно, чтобы тело состояло из относительно небольшого числа клеток и чтобы репродуктивные клетки созревали одновременно и все вместе улетучивались. Если принять этот вывод, то бесполезность продления жизни для соматических клеток очевидна, и возникновение смерти в момент экструзии репродуктивных клеток объяснимо. Таким образом, смерть (сомы) и размножение здесь совпадают.

Это отношение размножения к смерти все еще существует у большого числа высших животных. Но такая связь, наряду с одновременным созреванием репродуктивных клеток, в прошлом не поддерживалась постоянно. По мере того, как сома становится крупнее и более высокоорганизованной, она способна выдерживать большее количество травм, и ее средняя продолжительность жизни увеличивается: *параллельно* с этими изменениями становится все выгоднее не только для размножения половых клеток, но и для продления времени, в течение которого они производятся. Таким образом, происходит удлинение репродуктивного периода, сначала непрерывно, а затем периодически. В мои нынешние задачи не входит подробное рассмотрение условий, от которых зависит это удлинение, но я хотел бы подчеркнуть тот факт, что удлинение жизни связано с увеличением продолжительности размножения, в то время как, с другой стороны, нет оснований ожидать продления жизни после репродуктивного периода; так что конец этого периода обычно более или менее совпадает со смертью.

Дальнейшее продление жизни может произойти только тогда, когда родитель начнет брать на себя обязанность по воспитанию детенышей. Наиболее примитивная форма этого заболевания встречается у тех животных, которые не выбрасывают свои репродуктивные клетки сразу после созревания, а сохраняют их в своем теле, так что ранние стадии развития проходят под защитой родительского организма. В связи с таким процессом часто возникает необходимость в том, чтобы микробы достигли определенного места, где только и может происходить их дальнейшее развитие. Таким образом, сегмент ленточного червя живет до тех пор, пока он не приведет эмбрионы в положение, обеспечивающее возможность их пассивного переноса в желудок их особого хозяина. Но продолжительность жизни впервые существенно увеличивается, когда за потомством начинают по-настоящему ухаживать, и, как правило, увеличение продолжительности точно пропорционально времени, которого требует уход за детенышами. По этому точному вопросу не хватает точно проведенных наблюдений, но общая тенденция фактов в целом не подлежит сомнению. Те насекомые, забота которых о своем потомстве заканчивается откладыванием яиц в соответствующее время, месте и т.д., не переживают этого акта; и продолжительность жизни у таких имаго короче или длиннее в зависимости от того, откладываются яйца одновременно или созревают постепенно. С другой стороны, насекомые, такие как пчелы и муравьи, которые ухаживают за своими детенышами, живут годами.

Но удлинение репродуктивного периода само по себе может привести к заметному увеличению продолжительности жизни, что доказано пчелиной маткой. Во всех этих случаях легко представить действие естественного отбора, вызывающего такие изменения в продолжительности жизни, и действительно, мы могли бы точно рассчитать величину прироста, которая была бы произведена в любом данном случае, если бы были доступны необходимые данные, а именно. физиологическая сила организма и его отношения к внешнему миру, такие как, например, способность добывать пищу в различные периоды жизни, расход энергии, необходимой для достижения этой цели, и статистика разрушений, то есть вероятность случайной смерти отдельного индивида в любой данный момент времени. Эти статистические данные должны быть известны как для имаго, так и для личинок и яиц; ибо чем ниже они для имаго и чем выше для личинок и яиц, тем выгоднее будет, *при прочих равных условиях*, увеличить количество яиц, производимых имаго, и, следовательно, тем более вероятно, что будет введен длительный репродуктивный период, включающий удлинение жизни имаго. Но мы все еще далеки от того, чтобы применять математику к явлениям жизни; факторов слишком много, и пока не было предпринято никаких попыток определить их с точностью.

Но мы должны, по крайней мере, признать принцип, согласно которому как удлинение, так и сокращение жизни возможны посредством естественного отбора и что только этот процесс способен сделать понятным точное соответствие продолжительности жизни условиям существования.

Также возможно сокращение нормальной продолжительности жизни; это проявляется в каждом случае внезапной смерти после отложения всех яйцеклеток за один раз. Это происходит среди некоторых насекомых, в то время как близкородственные формы, у которых яйцекладка длится много дней, следовательно, обладают соответственно долгой жизнью имаго. *Эфемериды* и чешуекрылые дают много примеров этого, и в более ранней работе я собрал некоторые из них^[92]. Колибри-бразжник неделями летает, откладывая яйца то тут, то там, и, подобно родственным ему тополиному бразжнику и липовому бразжничному мотыльку, вероятно, погибает, когда откладывает все яйца, которые могут созреть при том количестве

питательных веществ, которое имеется в его распоряжении. Многие другие чешуекрылые, такие как большинство бабочек, неделями летают, откладывая яйца, но другие, такие как императорская моль и лапчатка, откладывают яйца одно за другим, а затем умирают. Яйца партеногенетических *психид* откладываются сразу после того, как имаго покидает кокон, и смерть наступает немедленно, так что вся жизнь имаго длится всего несколько часов. Никто не мог бы рассматривать эту короткую жизнь как примитивное явление у чешуекрылых, так же как мы не относимся к отсутствию крыльев у самок *Psychidae*; поэтому сокращение продолжительности жизни здесь вполне объяснимо.

Имеем ли мы в таких случаях какое-либо право говорить о фатальном эффекте размножения? Мы можем с уверенностью сказать, что эти насекомые умирают от истощения; их жизненная сила расходуется в последнем усилии отложить яйца, а в случае самцов - в акте совокупления. Размножение здесь, безусловно, является наиболее очевидной причиной смерти, но более отдаленную и глубокую причину следует искать в ограничении жизненной силы продолжительностью репродуктивного периода и выполнением необходимых обязанностей. Тот факт, что существуют самки чешуекрылых, которые, подобно императорским мотылькам, не питаются в имаго-состоянии, доказывает истинность этого утверждения. У них все еще есть рот и полноценный пищеварительный канал, но у них нет спирального "языка", и они не принимают никакой пищи, даже капли воды. Они живут в оцепенелом состоянии в течение нескольких дней или недель, пока не произойдет оплодотворение, а затем откладывают яйца и умирают. Привычка извлекать мед из цветов— общая для большинства бражников и бабочек, не вышла бы таким образом из употребления, если бы запас питательных веществ, накопленный в виде жировых телец в течение жизни гусеницы, не был в точности достаточным для поддержания жизни до завершения яйцекладки. Тот факт, что привычка принимать пищу была таким образом отброшена, является доказательством того, что продолжительность жизни за пределами репродуктивного периода не пошла бы на пользу данному виду.

Затягивание существования до старости у высших многоклеточных доказывает, что смерть не является необходимым следствием размножения. Мне кажется, что утверждение Гетте 'что проявления старости не следует рассматривать как общую причину смерти' противоречит не моему мнению, а скорее тем, которые получают всеобщее признание. Я сам указывал, что "смерти не всегда предшествует старческий маразм или период преклонного возраста"^[93].

Не хватает материалов для всестороннего исследования причин, впервые вызвавших этот период у высших многоклеточных; фактически отсутствуют самые фундаментальные данные, поскольку мы даже не знаем, в какой части животного царства он впервые появился: мы не можем даже указать, на сколько продолжительность жизни превышает период размножения, или какова ценность для вида этой последней стадии в жизни особи.

Именно в этих общих направлениях мы должны искать значение старости. Очевидно, что это полезно для человека, поскольку позволяет старикам заботиться о своих детях, а также дает пожилым людям возможность участвовать в человеческих делах и оказывать влияние на развитие интеллектуальных способностей и, таким образом, косвенно влиять на сохранение расы. Но как только мы спускаемся на ступеньку ниже, хотя бы до обезьян, точных фактов становится недостаточно, поскольку мы находимся и, вероятно, еще долго будем находиться в неведении относительно общей продолжительности их жизни и точки, в которой прекращается период размножения.

Здесь я должен прерваться на середине этих рассуждений, а не завершать их, поскольку многое еще предстоит сказать. Тем не менее, я надеюсь, что пролил новый свет на некоторые важные моменты, и теперь предлагаю завершить следующим кратким изложением результатов моего исследования.

I. Естественная смерть встречается только у многоклеточных существ; она не встречается у одноклеточных организмов. Процесс инкапсуляции в последнем никоим образом не сравним со смертью.

II. Естественная смерть впервые проявляется у низших гетеропластидных многоклеточных в ограничении всех клеток в совокупности одним поколением, а соматических или собственно клеток тела ограниченным периодом: впоследствии соматические клетки высших многоклеточных просуществовали несколько и даже много поколений, и жизнь была продлена до соответствующей степени.

III. Это ограничение сопровождалось дифференциацией клеток организма на репродуктивные и соматические в соответствии с принципом разделения труда. Эта дифференциация произошла в результате действия естественного отбора.

IV. Фундаментальный биогенетический закон применим только к многоклеточным существам; он не применим к одноклеточным формам жизни. Это зависит, с одной стороны, от способа размножения путем деления, который характерен для монопластид (одноклеточных организмов), а с другой - от необходимости, вызванной половым размножением, поддерживать одноклеточную стадию в развитии Полипластид (многоклеточных организмов).

V. Сама смерть и более или менее продолжительная продолжительность жизни полностью зависят от адаптации. Смерть не является неотъемлемым атрибутом живой материи; она не обязательно связана с размножением и не является его необходимым следствием.

В заключение я хотел бы привлечь внимание к идее, которая скорее подразумевается, чем выражается в этом эссе: она заключается в том, что размножение впервые появилось не одновременно со смертью. Размножение, по правде говоря, является неотъемлемым атрибутом живой материи, так же как и рост, который ее порождает. Представить себе жизнь продолжительной без размножения так же невозможно, как представить себе жизнь продолжительной без способности к усвоению пищи и без способности к метаболизму. Жизнь непрерывна, а не прерывается периодически: с самого своего первого появления на земле, у низших организмов, она продолжалась без перерыва; только формы, в которых она проявляется, претерпели изменения. Каждый живущий сегодня индивид - даже самый высокий — должен происходить по непрерывной линии от первой и низшей форм.

Сноски к главе III.

59. 'Ueber den Ursprung des Todes,' Hamburg and Leipzig, 1883.

60. Как в случае с телами монахов на Великом острове Святого Бернарда или высохшими телами в хорошо известном монастыре капуцинок в Палермо.

61. Профессор Грубер сообщил мне, что среди инфузорий Генуэзской гавани он наблюдал вид, который гнездится на одном из свободно плавающих веслоногих моллюсков. Он часто находил до десяти цист на одном из этих веслоногих моллюсков и наблюдал утечку их содержимого всякий раз, когда вода под покровным стеклом начинала разлагаться. Здесь преимущество, вероятно, достигается за счет быстрого переноса кисты ракообразным.

62. Взгляды большинства биологов, работавших над этим предметом, во всех существенных чертах совпадают с высказанными выше. Бютчли говорит (Книга Бронна "Классы и порядки тьеррихов", "Простейшие", стр. 148): "Процесс инкапсуляции, по—видимому, изначально не имел никакого прямого отношения к размножению: напротив, он, по—видимому, изначально имел место, как это часто происходит в наши дни, либо для защиты организма от вредных внешних воздействий, таких как высыхание или фатальное воздействие нечистой воды и т.д.; А также для того, чтобы дать возможность организму, после поглощения необычайно обильного запаса пищи, ассимилироваться". это в безопасности. ' Бальбиани ('Журн. de Micrographie,' Tom. V. 1881, p. 293) says in reference to the Infusoria, 'Un petit nombre d'espèces, au lieu de se multiplier à l'état de vie active, se reproduisent dans une sorte d'état de repos, dit état d'enkystement. Ces sortes de kystes peuvent être désignés sous le nom de kystes de reproduction, par opposition avec d'autres kystes, dans lesquels les Infusoires se renferment pour se soustraire à des conditions devenues défavorables du milieu qu'ils habitent, le manque d'air, le dessèchement, etc.—ceux-ci sont des kystes de conservation....'

63. Это важно в той мере, в какой отдельные особи могут быть таким образом вынуждены инкапсулироваться, даже когда существующие внешние условия жизни этого не требуют. Вещество, которое *Actinosphaerium*, например, использует для выделения своей толстой кремнистой кисты, должно быть, постепенно накапливалось посредством процесса, характерного для данного вида. Вряд ли мы ошибемся, если предположим, что количество кремнезема, накопленного в организме, не может увеличиваться до неограниченной степени без ущерба для других жизненно важных процессов и что секреция кисты должна начаться, как только накопление превысит определенный предел. Таким образом, мы можем понять, что инкапсуляция может происходить без какой-либо внешней необходимости. Аналогичным образом, некоторые энтомостраты (например, *Moina*) откладывают зимние яйца в определенном поколении, и они образуются даже тогда, когда животные содержатся в помещении, защищенном от холода и пересыхания.

64. По этому поводу профессор Грубер намерен опубликовать подробные мемуары.

65. Эта точка зрения не была доказана даже для *актиносферия*, на который в основном опирается Гетте. Наблюдения, которыми мы сейчас располагаем, просто указывают на то, что животное сокращается до минимально возможного объема. Compare F. E. Schulze, 'Rhizopodenstudien,' I, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, p. 328; and Karl Brandt, 'Ueber Actinosphaerium Eichhornii,' Inaug. Дисс.; Галле, 1877.

66. Концепция простейших и многоклеточных не совсем соответствует концепции одноклеточных и многоклеточных существ, для которых Гетте предложил названия Моно- и полипластиды.

67. Среди ризоподов инцистация известна только у пресноводных форм, и ни у одной из гораздо более многочисленных морских форм, обладающих раковинами (см. Бютчли, "Простейшие", стр. 148); морские ризоподии не подвержены воздействию высыхания или заморозков, и, следовательно, наиболее сильных мотивов для процесса инцистации не существует, по крайней мере, у форм, обладающих раковиной.

68. Я надеюсь, что не будет возражений против того, что зародышевые клетки не могут быть бессмертными, потому что они часто погибают в больших количествах в результате естественной смерти индивидуума. Существуют определенные условия, при которых только зародышевая клетка может осуществить свое потенциальное бессмертие, и эти условия по большей части выполняются с трудом (оплодотворение и т.д.). Из этого факта следует, что зародышевые клетки всегда должны вырабатываться в количестве, достигающем некоторого очень высокого кратного необходимого количества потомства, если мы хотим обеспечить это последнее для данного вида. Если при естественной смерти индивидуума зародышевые клетки также должны погибнуть, тоестественная смерть сомы становится причиной случайной гибели зародышевых клеток.

69. l. c., стр. 78.

70. l. c., стр. 47.

71. 'Entwicklungsgeschichte der Unke,' Leipzig, 1875, p. 65.

72. Id., стр. 842.

73. 'Ursprung des Todes,' p. 79.

74. l. c., стр. 42.

75. 'Contributions à l'histoire des Mesozoaïres. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides,' Arch. de Biologie, vol. iii. 1882.

76. l. c., стр. 37.

77. Джулин не вдается в дальнейшие подробности по этому вопросу, и не совсем ясно, в какое именно время атрофируются клетки эктодермы; но это не имеет отношения к происхождению смерти, поскольку зернистая масса, окружающая яйцеклетки, в любом случае принадлежит матери.

78. Лейкарт находит такое большое сходство между новорожденным детенышем *Distoma* и ортонектидами, что он склонен полагать, что последние являются трематодами, "которые, несмотря на половую зрелость, не развились дальше эмбрионального состояния *Distoma*" ('Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels', Zool. Anzeiger, 1881, No. 99). В отношении дициемид, которые напоминают ортонектид по образу жизни и структуре, Гегенбаур высказал свое мнение, что они принадлежат к 'стадии развития платигельминтов' (Grundriss d. vergleich. Anatomie). Giard включает обоих в "тип Vermes" и считает их сильно выродившимися из—за паразитизма; и Уитмен — последний исследователь дициемид - говорит о них подобным

образом в своей превосходной работе "Вклад в историю жизни и классификацию дициемид" (Лейпциг, 1882).

79. "Dauer des Lebens"; переведено как первое эссе в этом томе.

80. См. Первое эссе "[Продолжительность жизни](#)", стр. 22 и далее.

81. 'Ursprung des Todes,' p. 29.

82. I. c., стр. 5.

83. Смотрите предыдущее эссе "[О наследственности](#)".

84. Проблема очень легко решается, если мы обратимся за помощью к принципу панмиксии, разработанному во втором эссе 'О наследственности'. Как только естественный отбор перестает воздействовать на какой-либо признак, структурный или функциональный, он начинает исчезать. Следовательно, как только бессмертие соматических клеток становится бесполезным, они начинают терять этот признак. Этот процесс протекал бы быстрее, поскольку гистологическая дифференцировка соматических клеток становилась более полезной и полной и, следовательно, становилась менее совместимой с их длительным существованием.—A. W. 1888.

85. Смотрите предыдущее эссе "[О наследственности](#)".

86. Смотрите первое эссе на тему "[Продолжительность жизни](#)".

87. Смотрите первое эссе на тему "[Продолжительность жизни](#)".

88. Эти предположения могут быть подтверждены среди инфузорий. Заключенный в оболочку *Colpoda cucullus*, Ehrbg. делится на две, четыре, восемь или шестнадцать частей; *Otostoma Carteri* - на две, четыре или восемь; *Tillina magna*, Gruber - на четыре или пять; *Lagynus* sp. Грубер, на двоих; *Амфилептус мелеагрус*, Эрбг. на двоих или четверых. Последние два вида и многие другие часто вообще не делятся во время инцистирования. Но в то время как у свободно плавающих инфузорий дальнейшего увеличения числа делений внутри цисты не происходит, интересный случай с *Ichthyophthirius multifiliis*, Fouquet, показывает, что паразитические привычки вызывают значительное увеличение числа делений. Это животное делится по меньшей мере на тысячу дочерних особей.

89. Истинное развитие также происходит у вышеупомянутого *ихтиофтирия*. В то время как у других инфузорий продукты деления в точности напоминают родительские, *ylchthyophthirius* они имеют иную форму; сосущий рот отсутствует, в то время как сначала присутствуют временные обхватывающие реснички. Следовательно, в данном случае слово "зародыш" может быть правильно применено, и *ихтиофтирий* представляет собой интересный пример филетического происхождения зародышей у низших жгутиковых и грегариновых. Ср. Фуке, 'Arch. Зоол. Expérimentale,' Tom. V. p. 159. 1876.

90. Бютчли давным-давно сомневался в применении фундаментального закона биогенеза к простейшим (ср. 'Что такое Энтехунгия для шварцев четырехчастной подофрии', Jen. Zeit. f. Med. u. Naturw. Bd. X. стр. 19, Примечание). Грубер совсем недавно высказал аналогичные взгляды и фактически отрицает наличие развития у простейших и признает только рост ('Dimorpha

mutans, Z. f. W. Z.", Bd. XXXVII. стр. 445). Это предположение, однако, должно быть ограничено, поскольку развитие, безусловно, происходит, хотя и ценогенетическое, а не палингенетическое.

91. См. Первое эссе на тему "Продолжительность жизни", стр. 23 и далее.

92. См. Приложение к первому эссе "Продолжительность жизни", стр. 43-46.

93. См. Первое эссе на тему "Продолжительность жизни", стр. 21.

IV.

НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ

КАК ОСНОВА ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

1885.

НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ И Т.Д.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Идеи, развитые в этом эссе, были впервые высказаны прошлой зимой в лекции, прочитанной студентам этого университета (Фрайбург), и вскоре после этого — в феврале и начале марта — были написаны в их нынешнем виде. Я упоминаю об этом, потому что в противном случае меня могли бы упрекнуть в несколько пристрастном использовании самых последних публикаций по смежным темам. Таким образом, я не получал статью Оскара Хертвига 'Вклад в теорию наследственности' (Zur Theorie der Vererbung) до тех пор, пока не закончил писать свое эссе, и поэтому я не мог извлечь из нее столько пользы, сколько сделал бы в противном случае. Более того, статья Келликера 'Значение ядра в феноменах наследственности' (Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung) появилась только после завершения моей рукописи. Основное рассмотрение предмета, однако, не изменилось бы, если бы я получил документы раньше, поскольку в том, что касается самого важного момента — значения ядра — мои взгляды совпадают с взглядами обоих вышеназванных исследователей; в то время как пункты, по которым наши взгляды не совпадают, уже привлекли внимание в рукописи.

A. B.

Freiburg i. Breisgau,

16 июня 1885 года.

НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ И Т.Д.

Содержание.

Введение	165
I. Зародышевая плазма	174
1. Историческое развитие теории локализации зародышевой плазмы в ядре	174
2. "Идиоплазма" Негели не идентична "зародышевой плазме" Вейсмана	180
3. Повторной трансформации соматической идиоплазмы в зародышевую не происходит	183
4. Подтверждение теории о значении ядерной субстанции дают эксперименты Нуссбаума и Грубера по регенерации у инфузорий	185
5. Нуклеоплазма изменяется в процессе онтогенеза по определенному закону	186
6. Идентичность дочерних ядер, образующихся в результате непрямого ядерного деления, как предположил Страсбургер, не является необходимой для моей теории	187
7. Постепенное уменьшение сложности структуры ядра в процессе онтогенеза	190
8. Взгляд Нэгели на зародыши ("Анлагены") в идиоплазме	192
9. Способ, которым зародышевые клетки возникают из соматических	194
10. "Эмбриональные" клетки в зрелом организме	196
11. Правило вероятности запрещает повторную трансформацию соматической идиоплазмы в зародышевую	198
12. Регулярное циклическое развитие идиоплазмы, основанное на филогении Негели	199
13. Из филетических соображений следует, что зародышевые клетки возникли не в конце онтогенеза	201
14. Первоначально они возникли в начале онтогенеза, но в более поздний период время их возникновения сместилось	202
15. Непрерывности зародышевых клеток в настоящее время в большинстве случаев не существует	205
16. Но существует непрерывность зародышевой плазмы	205
17. Возражение Страсбургера против моего предположения, что зародышевая плазма проходит разными путями	209
18. Тело клетки может оставаться неизменным при изменении ядра	210

19.	Вполне возможно, что все соматические ядра могут содержать некоторое количество зародышевой плазмы	211
II. Значение полярных тел		212
1.	яйцеклетка содержит два вида идиоплазмы; зародышевую плазму и гистогенетическую нуклеоплазму	213
2.	Удаление полярных телец означает удаление гистогенетической нуклеоплазмы	214
3.	Другие теории относительно значения полярных тел	214
4.	Способы возникновения полярных тел	217
5.	Их возможное наличие в мужских половых клетках	219
6.	В мужских половых клетках есть два вида нуклеоплазмы	219
7.	Полярные тела у растений	222
8.	Морфологическое происхождение полярных тел	223
III. О природе партеногенеза		225
1.	Явления, проявляющиеся при созревании яйцеклетки, идентичны в партеногенетическом и половом развитии	225
2.	Разница между партеногенетическими и половыми клетками должна носить количественный характер	226
3.	Количество зародышевой плазмы определяет развитие	227
4.	Выброс полярных телец зависит от антагонизма между зародышевой плазмой и овогенетической нуклеоплазмой	230
5.	Оплодотворение не происходит динамически	231
6.	Недостаточное количество зародышевой плазмы задерживает развитие	232
7.	Отношение ядра к клетке	234
8.	Случай с пчелой не является каким-либо возражением против моей теории	234
9.	Взгляды Страсбургера на партеногенез	237
10.	Партеногенез не зависит от обильного питания	239
11.	Косвенные причины полового и партеногенетического размножения	241
12.	Прямые причины	242
13.	Объяснение образования питательных клеток	243
14.	Идентичность зародышевой плазмы в мужских и женских зародышевых клетках	246
Примечание		249

IV.

НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ КАК ОСНОВА ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

Введение.

Когда мы видим, что у высших организмов мельчайшие детали строения и мельчайшие особенности телесного и психического расположения передаются от одного поколения к другому; когда мы находим у всех видов растений и животных тысячи характерных особенностей строения, сохраняющихся неизменными на протяжении длинного ряда поколений; когда мы даже видим их во многих случаях неизменными на протяжении целых геологических периодов; мы вполне естественно задаемся вопросом о причинах такого поразительного явления: и спрашиваем, как получилось, что такие факты стали возможными, как получилось, что особь способна с такой точностью передать свои структурные особенности своему потомству. И немедленный ответ на такой вопрос должен быть дан в следующих терминах: 'Единственная клетка из миллионов разнородно дифференцированных клеток, составляющих организм, становится специализированной как половая клетка; она отделяется от организма и способна воспроизводить все особенности родительского организма в новой особи, которая возникает из нее путем клеточного деления и сложного процесса дифференцировки'. Тогда следует более точный вопрос: "Как получается, что такая одиночная клетка может воспроизвестись ансамбль родительского тела со всей точностью портрета?"

Ответ чрезвычайно сложен; и ни одну из многочисленных попыток решить проблему нельзя считать удовлетворительной; ни одну из них нельзя рассматривать даже как начало решения или как надежную основу, на основе которой в будущем можно ожидать полного решения. Ни^[94], "Перигенез пластидулы", ни^[95] "Пангенезис", не могут быть рассматриваются как такое начало. Первая гипотеза на самом деле не касается той части проблемы, которая здесь вынесена на передний план, а именно. объяснение того факта, что тенденции наследственности присутствуют в отдельных клетках, но оно скорее связано с вопросом о том, каким образом можно представить передачу определенной тенденции развития в половую клетку и, в конечном счете, в возникающий из нее организм. То же самое можно сказать и о гипотезе Егго^[96], который, подобно Геккелю, рассматривает наследственность как передачу определенных видов движений. С другой стороны, следует признать, что гипотеза Дарвина касается самого корня вопроса, но он довольствуется тем, что дает, так сказать, предварительное или чисто формальное решение, которое, как он сам говорит, не претендует на проникновение в суть реальных явлений, а лишь дает нам возможность взглянуть на все факты наследственности с общей точки зрения. Она достигла этой цели и, я полагаю, бессознательно добилась большего, поскольку тщательно логичное применение ее принципов

показало, что истинные причины наследственности не могут крыться в образовании геммулей или в каких-либо связанных с ними явлениях. Невероятности, к которым привела бы любая подобная теория, настолько велики, что мы можем с уверенностью утверждать, что ее детали не могут соответствовать существующим фактам. Более того,^[97] хорошо продуманная и блестящая попытка модифицировать теорию Пангенезиса не может избежать упрека в том, что она основана на возможностях, которые, безусловно, можно было бы охарактеризовать как невероятные. Но хотя я придерживаюсь мнения, что от всей основы теории Пангенезиса, какой бы она ни была модифицированной, следует отказаться, я думаю, тем не менее, что ее автор заслуживает большой чести и что ее создание было одним из тех косвенных путей, по которым наука была вынуждена идти, чтобы прийти к истине. Пангенезис - это современное возрождение старейшей теории наследственности, теории Демокрита, согласно которой сперма выделяется из всех частей тела обоих полов во время совокупления и оживляется физической силой; согласно этой теории также, сперма из каждой части тела воспроизводит одну и ту же часть^[98].

Если, согласно общепринятым физиологическим и морфологическим представлениям того времени, невозможно представить, что геммулы, вырабатываемые каждой клеткой организма, всегда можно обнаружить во всех частях тела, и более того, что эти геммулы собираются в половых клетках, которые затем способны снова воспроизводить в определенном порядке каждую отдельную клетку организма, так что каждая половая клетка способна развиться по подобию родительского тела; если все это непостижимо, мы должны искать какой-то другой способ, которым мы могли бы прийти к основанию для истинного понимания природы наследственности. Моя нынешняя задача состоит не в том, чтобы рассматривать весь вопрос наследственности, а только в том, чтобы ответить на единственный, хотя и фундаментальный вопрос— 'Как получается, что отдельная клетка тела может содержать в себе все наследственные тенденции всего организма?' Я здесь оставляю без внимания дальнейший вопрос о силах и механизме, с помощью которых развиваются эти тенденции при построении организма. По этой причине я воздерживаюсь в настоящее время от рассмотрения взглядов Нагели, поскольку, как будет показано ниже, они лишь слегка затрагивают этот фундаментальный вопрос, хотя они, безусловно, могут претендовать на высочайшую важность в отношении дальнейшего вопроса, упомянутого выше.

Теперь, если невозможно, чтобы зародышевая клетка была, так сказать, экстрактом всего организма и чтобы все клетки организма передавали зародышевым клеткам мелкие частицы, от которых последние получают свою способность к наследственности, то остаются, как мне кажется, только две другие возможные, физиологически постижимые теории относительно происхождения зародышевых клеток, проявляющих те способности, которыми, как мы знаем, они обладают. Либо вещество родительской зародышевой клетки способно претерпевать ряд изменений, которые после образования новой особи снова приводят к образованию идентичных зародышевых клеток; либо зародышевые клетки вообще не происходят, насколько это касается их основного и характерного вещества, из тела особи, но они происходят непосредственно из родительской зародышевой клетки.

Я полагаю, что последняя точка зрения является истинной: я излагал ее в течение ряда лет и пытался защитить ее, а также проработать ее дальнейшие детали в различных публикациях. Я предлагаю назвать это теорией 'Непрерывности зародышевой плазмы', поскольку она основана на идее, что наследственность вызывается передачей от одного поколения к другому

вещества с определенным химическим и, прежде всего, молекулярным строением. Я назвал это вещество ‘зародышевой плазмой’ и предположил, что оно обладает очень сложной структурой, придающей ему способность развиваться в сложный организм. Я попытался объяснить наследственность, предположив, что в каждом онтогенезе часть специфической зародышевой плазмы, содержащейся в родительской яйцеклетке, не расходуется при построении тела потомства, а сохраняется в неизменном виде для формирования зародышевых клеток следующего поколения.

Ясно, что такой взгляд на происхождение зародышевых клеток объясняет феномен наследственности очень просто, поскольку наследственность становится, таким образом, вопросом роста и ассимиляции — наиболее фундаментальным из всех жизненных явлений. Если зародышевые клетки последующих поколений непосредственно непрерывны и, таким образом, образуют только, так сказать, различные части одного и того же вещества, то из этого следует, что эти клетки должны или, во всяком случае, могут обладать одинаковым молекулярным строением, и что они, следовательно, прошли бы точно такие же стадии при определенных условиях развития и образовали бы один и тот же конечный продукт. Гипотеза о непрерывности зародышевой плазмы дает идентичную отправную точку каждому последующему поколению и, таким образом, объясняет, как получается, что у всех них получается идентичный продукт. Другими словами, гипотеза объясняет наследственность как часть основополагающих проблем ассимиляции и причин, действующих непосредственно в течение онтогенеза: таким образом, она закладывает фундамент, на котором можно попытаться объяснить эти явления.

Верно, что эта теория также сталкивается с трудностями, поскольку она, по-видимому, неспособна отдать должное определенному классу явлений, а именно. передаче так называемых приобретенных признаков. Поэтому я уделил этому моменту немедленное и особое внимание в своей первой публикации по наследственности^[99], и я полагаю, что я показал, что гипотеза о передаче приобретенных признаков — до того времени общепринятая — по меньшей мере, очень далека от доказательства, и что целые классы фактов, которые интерпретировались в соответствии с этой гипотезой, могут с таким же успехом интерпретироваться и иначе, хотя во многих случаях они должны быть подтверждены. Это можно объяснить по-другому. Я показал, что нет установленного факта, который, по крайней мере до настоящего времени, оставался бы в бесповоротном конфликте с гипотезой непрерывности зародышевой плазмы; и я не знаю ни одной причины, по которой я должен изменять это мнение сегодня, поскольку я не слышал ни о каких возражениях, которые кажутся выполнимыми. Э. Рот^[100] возразил, что в патологии мы повсюду встречаемся с фактом, что приобретенное местное заболевание может передаваться потомству как предрасположенность; но все подобные случаи подвергаются серьезной критике, поскольку сам момент, который в первую очередь должен быть надежно обоснован, не поддается доказательству, а именно. гипотеза о том, что причины, которые в каждом конкретном случае приводили к предрасположенности, действительно были приобретенными. В мои намерения в данном случае не входит полностью углубляться в вопрос о приобретенных характерах; я надеюсь, что смогу рассмотреть этот предмет более подробно в будущем. Но в то же время я хотел бы отметить, что мы должны, прежде всего, четко понимать, что мы на самом деле подразумеваем под выражением ‘приобретенный характер’. Организм не может приобрести что-либо, если он уже не обладает предрасположенностью к приобретению этого: приобретенные признаки, следовательно, являются не более чем локальными или иногда

общими вариациями, возникающими под воздействием определенных внешних воздействий. Если при длительном обращении с винтовкой развивается так называемый 'Exercierknochen' (костный нарост, вызванный давлением оружия при сверлении), такой результат зависит от того факта, что рассматриваемая кость, как и любая другая кость, содержит в себе предрасположенность реагировать на определенные механические раздражители ростом в определенном направлении и в определенной степени. Следовательно, предрасположенность к "Кнохену упражнений" уже присутствует, иначе рост не мог бы сформироваться; и то же рассуждение применимо ко всем другим 'приобретенным признакам'.

Ничто не может возникнуть в организме, если предрасположенность к этому не существует заранее, ибо каждый приобретенный признак - это просто реакция организма на определенный стимул. Следовательно, мне никогда бы не пришло в голову утверждать, что предрасположенности не могут передаваться, как, по-видимому, считает Э. Рот. Например, я свободно допускаю, что предрасположенность к 'Физическим упражнениям' различна и что сильно выраженная предрасположенность может передаваться от отца к сыну в виде костной ткани с более восприимчивым телосложением. Но я бы отрицал, что сын мог развить навык "Exercierknochen", не сверлясь, или что после сверления он мог развить его легче, чем его отец, из-за сверления, посредством которого последний впервые приобрел его. Я полагаю, что это так же невозможно, как и то, что лист дуба может производить желчь, не будучи проколотым насекомом, вырабатывающим желчь, в результате того, что тысячипредшествующих поколений дубов были проколоты такими насекомыми и таким образом 'приобрели' способность производить желчь. Я также далек от утверждения, что зародышевая плазма, которая, как я считаю, передается как основа наследственности от одного поколения к другому, абсолютно неизменна или на нее совершенно не влияют силы, находящиеся в организме, внутри которого она трансформируется в зародышевые клетки. Я также вынужден признать, что вполне возможно, что организмы могут оказывать модифицирующее влияние на свои зародышевые клетки, и даже что такой процесс в определенной степени неизбежен. Питание и рост особи должны оказывать некоторое влияние на ее зародышевые клетки; но, во-первых, это влияние должно быть крайне незначительным, а во-вторых, оно не может действовать так, как это обычно предполагается. Изменение роста на периферии организма, как в случае с 'Exercierknochen', никогда не может вызвать такого изменения в молекулярной структуре зародышевой плазмы, которое усилило бы предрасположенность к "Exercierknochen", так что сын унаследовал бы повышенную восприимчивость костной ткани или даже конкретной кости, о которой идет речь. Но любое произведенное изменение будет результатом реакции зародышевой клетки на изменения в питании, вызванные изменением роста на периферии, что приведет к некоторому изменению размера, количества или расположения ее молекулярных единиц. При нынешнем состоянии наших знаний есть основания сомневаться в том, что такая реакция вообще может произойти; но если она и может иметь место, то, во всяком случае, качество изменения в зародышевой плазме не может иметь ничего общего с качеством приобретенного признака, а только с тем, каким образом последнее влияет на общее питание. В случае "Кноченок упражнений" изменений в общем питании практически не будет, но если такой костный нарост может достигать размеров карциномы, вполне возможно, что может возникнуть нарушение общего питания организма. Определенные эксперименты на растениях, в которых Нэгели показал, что их можно подвергать сильно варьирующимся условиям питания в течение нескольких поколений без каких-либо видимых наследственных изменений, показывают, что влияние питания на зародышевые клетки должно быть очень незначительным

и что оно, возможно, оставляет молекулярную структуру зародышевой плазмы совсем нетронутой. Этот вывод также подтверждается сравнением неопределенности этих результатов с замечательной точностью, с которой наследственность действует в случае тех признаков, которые, как известно, передаются. Фактически, до настоящего времени никогда не было доказано, что какие-либо изменения в общем питании могут изменять молекулярную структуру зародышевой плазмы, и гораздо менее вероятным было то, что на зародышевые клетки могут повлиять приобретенные изменения, которые не оказывают влияния на общее питание. Если мы примем во внимание, что каждая так называемая предрасположенность (то есть способность реагировать на определенный стимул определенным образом, которой обладает любой организм или одна из его частей) должна быть врожденной, и далее, что каждый приобретенный признак является лишь предрасположенной реакцией некоторой части организма на некоторое внешнее воздействие; тогда мы должны признать, что только одна из причин, вызывающих любой приобретенный признак, может быть передана, та, которая присутствовала до появления самого признака, а именно. предрасположенность; и мы должны далее признать, что последняя возникает из зародыша, и что для следующего поколения совершенно несущественно, проявится такая предрасположенность или нет. Непрерывности зародышевой плазмы вполне достаточно для объяснения такого феномена, и я не верю, что будут найдены какие-либо возражения против моей гипотезы, основанной на реально наблюдаемых явлениях наследственности. Если это будет принято, многие факты предстанут в свете, отличном от того, который был брошен на них гипотезой, принятой до сих пор, — гипотезой, которая предполагает, что организм производит зародышевые клетки заново, снова и снова, и что он производит их полностью из своего собственного вещества. Согласно первой теории, зародышевые клетки больше не рассматриваются как продукт родительского организма, по крайней мере, в том, что касается их существенной части - специфической зародышевой плазмы: они скорее рассматриваются как нечто, что следует противопоставлять *всему ансамблю* клеток, из которых состоит тело родителя, и зародышевые клетки последующих поколений находятся в сходном отношении друг к другу как серия поколений одноклеточных организмов, возникающих в результате непрерывного процесса клеточного деления. Верно, что в большинстве случаев поколения зародышевых клеток возникают не сразу друг из друга как полноценные клетки, а только как мельчайшие частицы зародышевой плазмы. Это последнее вещество, однако, образует основу зародышевых клеток следующего поколения и придает им их специфический характер. До публикации моей теории Г. Ягер^[101], а позже М. Нуссбаум^[102], высказали идеи о наследственности, которые очень близки к моим собственным^[103]. Оба этих автора начали с гипотезы о том, что должна существовать прямая связь между зародышевыми клетками последующих поколений, и они попытались установить такую преемственность, предположив, что зародышевые клетки потомства отделяются от родительской зародышевой клетки до начала эмбрионального развития или, по крайней мере, до того, как произойдет какая-либо гистологическая дифференцировка. В такой форме их предположение не может быть поддержано, поскольку оно противоречит многочисленным фактам. Непрерывность зародышевых *клеток* в настоящее время не имеет места, за исключением очень редких случаев; но этот факт не мешает нам принять теорию непрерывности зародышевой *плазмы*, в пользу которой можно привести много весомых доказательств. На следующих страницах я попытаюсь далее развить теорию, о которой я только что вкратце рассказал, защитить ее от любых выдвинутых возражений и сделать из нее новые выводы, которые, возможно, позволят нам более тщательно оценить факты, которые известны, но недостаточно поняты. Мне кажется, что эта теория непрерывности зародышевой плазмы

заслуживает, по крайней мере, рассмотрения во всех деталях, поскольку это самая простая теория по данному вопросу и та, которая наиболее очевидно вытекает из фактов данного случая, и у нас не будет оснований отказываться от нее в пользу более сложной теории, пока не будет получено доказательство того, что ее больше нельзя поддерживать. Она не предполагает ничего, кроме фактов, которые можно наблюдать в любой момент, хотя они могут и не быть поняты, — таких, как ассимиляция или развитие сходных организмов из сходных зародышей; в то время как любая другая теория наследственности основана на гипотезах, которые не могут быть доказаны. Тем не менее возможно, что непрерывность зародышевой плазмы не существует в том виде, в каком я себе это представляю, поскольку в настоящее время никто не может решить, согласуются ли всеустановленные факты с ней и могут ли они быть объяснены. Более того, непрерывная исследовательская деятельность каждый день выявляет новые факты, и я далек от утверждения, что моя теория не может быть опровергнута некоторыми из них. Но даже если от этого придется отказаться на более поздний период, мне кажется, что в настоящее время это необходимый этап в развитии наших знаний, который необходимо продвинуть вперед и пройти, независимо от того, окажется ли он правильным или неправильным, в будущем. В этом духе я предлагаю следующие соображения, и именно в этом духе я хотел бы, чтобы они были восприняты.

I. Зародышевая плазма.

Сначала я должен точно определить точное значение термина "зародышевая плазма".

В моих предыдущих работах, в которых упоминался этот предмет, я просто говорил о зародышевой плазме, не указывая более точно ту часть клетки, в которой мы можем ожидать найти это вещество — носитель характерной природы вида и индивидуума. Во-первых, такого курса было достаточно для моей непосредственной цели, и, во-вторых, количество установленных фактов оказалось недостаточным, чтобы оправдать более точное определение. Я представлял себе, что зародышевая плазма — это та часть зародышевой клетки, химические и физические свойства которой, включая молекулярную структуру, позволяют клетке при соответствующих условиях превратиться в новую особь того же вида. Поэтому я полагал, что это некая субстанция, подобная той, которую Негели^[104] вскоре после этого назвал идиоплазмой и о которой он попытался, в замечательной манере, дать нам четкое представление. Даже в то время можно было бы рискнуть предположить, что организованная субстанция ядра, по всей вероятности, является носителем феноменов наследственности, но на этот счет было невозможно говорить с какой-либо степенью уверенности. О. Хертвиг^[105] и следующая^[106] показали, что процесс оплодотворения сопровождается сопряжением ядер, и Хертвиг уже тогда отчетливо сказал, что оплодотворение в целом зависит от слияния ядер. два ядра; но нельзя было исключить возможность взаимодействия вещества двух зародышевых клеток, поскольку во всех наблюдаемых случаях сперматозоид был очень маленьким и имел форму сперматозоида, так что количество его клеточного тела, если таковое имеется, сливающегося с женской клеткой, нельзя было отчетливо увидеть, равно как и определить способ, которым происходило это слияние. Более того, в течение некоторого времени было очень сомнительно, действительно ли сперматозоид содержит истинное ядерное вещество, и даже в 1879 году Фолл был вынужден прийти к выводу, что эти тельца состоят только из клеточного вещества. В следующем году последовал мой отчет о сперматозоидах *Daphnidae*, и это должно было устранить все сомнения относительно клеточной природы сперматозоидов и относительно наличия у них совершенно нормального ядра, если бы только авторитетные специалисты по

этому вопросу уделили больше внимания этим утверждениям^[107]. В том же году (1880) Бальфур резюмировал факты следующим образом: "Акт оплодотворения может быть описан как слияние яйцеклетки и сперматозоида, и наиболее важной особенностью в этом акте, по—видимому, является слияние мужского и женского ядер"^[108]. ' Это правда, что Калберла уже наблюдал у *Петромизона*, что хвост сперматозоида не проникает в яйцеклетку, а остается в микропиле; но, с другой стороны, головка и часть "средней части", которые осуществляют оплодотворение, несомненно, содержат небольшую часть тела клетки в дополнение к ядерному веществу, и хотя количество первого, которое таким образом попадает в яйцеклетку, должно быть очень небольшим, его, тем не менее, может быть вполне достаточно для передачи тенденций наследственности. Позднее Негели и Пфлюгер справедливо утверждали, что количество вещества, составляющего основу наследственности, обязательно очень мало, поскольку тот факт, что наследственные тенденции столь же сильны по отцовской, как и по материнской линии, заставляет нас предположить, что количество этого вещества почти одинаково как в мужских, так и в женских зародышевых клетках. Хотя я ничего не публиковал по этому вопросу, я сам был склонен придавать значительное значение клеточному веществу в процессе оплодотворения; и я был особенно склонен придерживаться этой точки зрения, потому что мои исследования *дафнид* показали, что животное производит большие сперматозоиды с огромным клеточным телом, когда это позволяет экономичность его организма. Все *дафниды*, у которых происходит внутреннее оплодотворение (в которых сперматозоиды выбрасываются непосредственно на неоплодотворенную яйцеклетку), производят небольшое количество таких крупных сперматозоидов (*Sida*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*); в то время как все виды с внешним оплодотворением (*Daphnidae*, *Lynceinae*) производят очень маленькие сперматозоиды в огромных количествах, что компенсирует огромные шансы какой-либо отдельной клетки достичь яйцеклетки. Следовательно, чем меньше шансов на успех любого отдельного сперматозоида, тем больше образуется количество таких клеток, и прямым результатом этого увеличения количества является уменьшение в размерах. Но почему сперматозоиды должны оставаться или становиться такими большими у видов, у которых оплодотворение происходит внутри организма? Напрашивается мысль, что вид таким образом получает некоторое преимущество, от которого следует отказаться в других случаях; хотя такое преимущество могло бы заключаться в содействии развитию оплодотворенной яйцеклетки, а не в каком-либо увеличении истинного оплодотворяющего вещества. В настоящее время мы действительно склонны признавать это преимущество в еще более незначительных вопросах, но в то время установленные факты не оправдывали нас в утверждении, что оплодотворение является простым слиянием ядер, и М. Нуссбаум^[109] совершенно правильно выразил состояние наших знаний, когда сказал, что акт оплодотворения заключается в "соединении идентичных частей двух гомологичных клеток". .

Открытие Пфлюгером "изотропизма" яйцеклетки было первым фактом, который отчетливо указывал на вывод о том, что тела зародышевых клеток не участвуют в передаче наследственных тенденций. Он показал, что сегментация может начаться в разных частях тела яйцеклетки, если последнюю постоянно удалять из ее естественного положения. Это открытие стало важным доказательством того, что тело яйцеклетки состоит из однородного вещества и что определенные части или органы эмбриона потенциально не могут содержаться в определенных частях яйцеклетки, так что они могут возникнуть только из этих соответствующих частей и ни из каких других. Пфлюгер ошибся в дальнейшей интерпретации, из которой он заключил, что оплодотворенная яйцеклетка не имеет существенного отношения к организации

животного, впоследствии сформированного ею, и что только повторение одних и тех же внешних условий заставляет зародышевую клетку развиваться всегда одинаковым образом. Сила тяжести была первым фактором, который, как считал Пфлюгер, определял формирование эмбриона: но он упустил из виду тот факт, что изотропизм может быть отнесен только к телу яйцеклетки и что помимо этого клеточного тела присутствует также ядро, от которого, по крайней мере, возможно, могли исходить регулирующие воздействия. На этом этапе Борн^[110] впервые показал, что положение ядра изменяется в яйцеклетках, которые таким образом помещаются в неестественные условия, и он доказал, что ядро должно содержать принцип, который в первую очередь направляет формирование эмбриона. Ру^[111] далее показал, что даже когда влияние силы тяжести компенсируется, развитие продолжается без изменений, и поэтому он пришел к выводу, что оплодотворенная яйцеклетка содержит в себе все силы, необходимые для нормального развития. Наконец, О. Хертвиг^[112] на основе наблюдений за яйцами морских ежей доказал, что, во всяком случае, у этих животных гравитация не оказывает направляющего влияния на сегментацию, но что положение первого ядерного веретена определяет направление, которое примет первая плоскость сегментации. Однако этих наблюдений все еще было недостаточно, чтобы доказать, что оплодотворение - это не что иное, как слияние ядер^[113].

Дальнейший и более важный шаг был сделан, когда Э. ван Бенеден^[114] наблюдал процесс оплодотворения у *Ascaris megalocephala*. Подобно исследованиям Нуссбаума^[115] на ту же тему, опубликованным несколько раньше, наблюдения ван Бенедена не полностью исключают возможность участия тела сперматозоида в реальном процессе оплодотворения; тем не менее, тот факт, что ядра яйцеклетки и сперматозоида не соединяются нерегулярно, а их петли располагаются регулярно, расположенные попарно друг напротив друга и, таким образом, образуя одно новое ядро (ядро первой сегментации), отчетливо указывают на вывод о том, что ядерное вещество является единственным носителем наследственных тенденций - что фактически оплодотворение зависит от слияния ядер. Сам Ван Бенеден на самом деле не пришел к таким выводам: он был одержим идеей, что оплодотворение зависит от объединения двух половозрелых ядер, или, скорее, полуядер - мужского и женского пронуклеусов. Он считал, что только таким образом может быть сформировано единое целое ядро, ядро, которое, конечно, должно быть гермафродитным, и он полагал, что существенная причина дальнейшего развития заключается в том факте, что при каждом последующем делении ядер и клеток эта гермафродитная природа ядра поддерживается продольным разделением петель каждого материнского ядра, вызывая равномерное распределение мужской и женской петель в обоих дочерних ядрах.

Но ван Бенеден, несомненно, заслуживает большой похвалы за то, что заложил фундамент, на котором могла быть построена научная теория наследственности. Было необходимо только заменить термины "мужской" и "женский" пронуклеусы терминами "ядерное вещество родителей мужского и женского пола", чтобы получить отправную точку, с которой стало возможным дальнейшее продвижение. Этот шаг был предпринят Страсбургером, который в то же время привел пример, в котором ядро только мужской зародышевой клетки (исключая ее клеточное тело) достигает яйцеклетки. Ему удалось объяснить процесс оплодотворения у фанерогамов, который долгое время был покрыт мраком, поскольку он доказал, что ядро сперматозоида (пыльцевая трубка) входит в эмбриональный мешок и сливается с ядром яйцеклетки: в то же время он пришел к выводу, что тело сперматозоида не переходит в эмбриональный мешок, так что в этом случае оплодотворение может зависеть только от слияния ядер^[116].

Таким образом, ядерное вещество должно быть единственным носителем наследственных тенденций, и факты, установленные ван Бенеденом в случае с *аскаридами*, ясно показывают, что ядерное вещество должно содержать тенденции роста не только родителей, но и очень большого числа предков. Каждое из двух ядер, которые соединяются при оплодотворении, должно содержать зародышевую нуклеоплазму обоих родителей, и эта последняя нуклеоплазма когда-то содержала и до сих пор содержит зародышевую нуклеоплазму бабушек и дедушек, а также всех предыдущих поколений. Очевидно, что нуклеоплазма каждого предшествующего поколения должна быть представлена в любом зародышевом ядре в количестве, которое становится меньше по мере увеличения числа промежуточных поколений; и пропорция может быть рассчитана аналогично тому, как селекционеры при скрещивании рас определяют долю чистой крови, которая содержится в любом из потомков. Таким образом, в то время как зародышевая плазма отца или матери составляет половину ядра любой оплодотворенной яйцеклетки, зародыш прародителя составляет только четверть, а зародыш в десятом поколении назад - только $1/1024$, и так далее. Последние, тем не менее, могут оказывать влияние на развитие потомства, поскольку феномены атавизма показывают, что зародышевая плазма очень отдаленных предков может время от времени давать о себе знать внезапным появлением давно утраченных признаков. Хотя мы не в состоянии дать подробный отчет о том, каким образом возникает атавизм, и об обстоятельствах, при которых он имеет место, мы, по крайней мере, способны понять, как это становится возможным; ибо даже очень незначительный след специфической зародышевой плазмы обладает определенной тенденцией к созданию определенного организма, и эта тенденция разовьется, как только его питание по какой-то причине будет предпочтительнее питания других видов зародышевой плазмы, присутствующих в ядре. При этих обстоятельствах она будет увеличиваться быстрее, чем другие виды, и легко представить, что преобладание в количестве одного вида нуклеоплазмы может определять ее влияние на тело клетки.

Страсбургер — поддержанный наблюдениями ван Бенедена, но в противовес мнениям последнего — уже объяснил способом, аналогичным описанному выше, процесс, посредством которого происходит наследственная передача определенных признаков, и в этой степени наши мнения совпадают. Природа наследственности основана на передаче ядерного вещества с определенным молекулярным строением. Это вещество представляет собой специфическую нуклеоплазму зародышевой клетки, которой я дал название зародышевой плазмы.

О. Хертвиг^[117] также пришел к такому же выводу: ранее он рассматривал слияние ядер как наиболее существенную особенность процесса оплодотворения. Теперь он считает, что это прежнее мнение было подтверждено недавними открытиями, которые были кратко описаны выше.

Хотя я полностью согласен с Хертвигом в том, что касается главного вопроса, я не могу разделить его мнение, когда он отождествляет идиоплазму Негели с нуклеоплазмой зародышевой клетки. Идиоплазма Негели, безусловно, включает в себя зародышевую плазму, если я могу сохранить это выражение для краткости. Негели при формировании своей гипотезы действительно начал с зародышевых клеток, но его идиоплазма представляет собой нуклеоплазму не только зародышевых клеток, но и всех других клеток организма; все эти нуклеоплазмы, взятые вместе, составляют идиоплазму Негели. Согласно Негели, идиоплазма образует сеть, которая распространяется по всему телу и представляет собой специфическую молекулярную основу, определяющую ее природу. Хотя это последнее предположение —

общая часть его теории — безусловно, справедливо, и хотя очень важно зародить идею идиоплазмы в этом общем смысле, в отличие от соматоплазмы ("Нерплазмы"), тем не менее верно, что мы не вправе сохранять детали его теории.

Во-первых, идиоплазма не образует непосредственно непрерывной сети по всему телу; и, во-вторых, весь организм не пронизан единым веществом однородного состава, но каждый особый вид клеток должен содержать специфическую идиоплазму или нуклеоплазму, которая определяет его природу. Таким образом, в каждом организме существует множество различных видов идиоплазмы. Таким образом, мы должны быть вполне правы, говоря в целом об идиоплазме Негели как о нуклеоплазме, *инаоборот*.

Совершенно очевидно, что идиоплазма не может образовывать непрерывную сеть по всему организму, если она находится в ядре, а не в теле клетки. Даже если тела клеток повсюду соединены тонкими отростками (как было доказано Лейдигом и Хайцманом на животных, а различными ботаниками - на растениях), они образуют сеть не из идиоплазмы, а из соматоплазмы; вещества, которое, согласно Негели, резко контрастирует с идиоплазмой. Страсбургер действительно уже говорил о 'цитоидиоплазме', и совершенно очевидно, что клеточное тело часто обладает специфическими свойствами, но мы должны во всех случаях предполагать, что такие свойства обусловлены влиянием ядра, или, другими словами, что направление, в котором клеточное вещество дифференцируется в ходе развития, определяется качеством его ядерного вещества. Таким образом, пока определяющее ядерное вещество соответствует только идиоплазме, в то время как вещество тела клетки должно быть идентифицировано с соматоплазмой ('Нерплазмой') Негели. В любом случае, на практике будет полезно ограничить термин "идиоплазма" только регуляторной ядерной субстанцией, если мы хотим сохранить удачно выбранные термины теории Негели.

Но вторая часть теории идиоплазмы Негели также несостоятельна. Невозможно, чтобы это вещество могло иметь одинаковый состав повсюду в организме и на каждом этапе его онтогенеза. Если бы это было так, то как могла бы идиоплазма влиять на те огромные различия, которые возникают при формировании различных частей организма? В некоторых отрывках своей работы Негели, по—видимому, выражает то же мнение; например, на странице 31 он говорит: "Было бы целесообразно рассматривать — хотя и только в метафорическом смысле - идиоплазмы различных клеток индивидуума как отличающиеся сами по себе, поскольку они обладают специфическими способностями к производству: таким образом, мы должны включить в число этих идиоплазм все состояния организма, которые вызывают проявление специфической активности со стороны клеток'. Из отрывков, непосредственно предшествующих и следующих за процитированным выше предложением, ясно видно, что Негели, говоря об этих изменениях в идиоплазме, имеет в виду не материальные, а только динамические изменения. На странице 53 он делает особый акцент на утверждении, что 'идиоплазма во время своего роста сохраняет свое специфическое строение повсюду в организме", и только "в этих фиксированных структурных пределах она изменяет условия своего напряжения и движения и, таким образом, изменяет формы роста и активности, которые возможны в любое время и в любом месте'. Против такого толкования могут быть выдвинуты веские возражения. Сейчас я только упомяну, что значение фразы 'условия напряжения и движения' должно быть прояснено, и что мы должны быть проинформированы о том, как получается, что простые различия в напряжении могут вызывать столько различных эффектов, сколько могло бы быть вызвано различиями в телосложении. Если бы кто-нибудь стал

утверждать, что *удатный* или у любых других форм, производящих яйца двух видов, способность развиваться только после периода покоя, которой обладают зимние яйца, основана на том факте, что их идиоплазма идентична идиоплазме летних яиц, но находится в другом напряженном состоянии, я бы подумал, что такую гипотезу стоило бы рассмотреть, поскольку животные, которые появляются из зимних яиц, идентичны тем, которые появились летом: идиоплазма, вызвавшая их образование, должна поэтому быть идентична по своему строению и может отличаться только в обоих случаях, как вода отличается от льда. Но совсем иначе обстоит дело на этапах онтогенеза. Сколькими различными состояниями напряжения должна обладать одна и та же идиоплазма, чтобы соответствовать тысяче различных структур и дифференцировок клеток в одном из высших организмов? На самом деле вряд ли было бы возможно сформировать даже приблизительную концепцию объяснения, основанную всего лишь на "условиях напряжения и движения". Но, кроме того, различие в эффекте должно соответствовать, по крайней мере в некоторой степени, различию в причине: таким образом, идиоплазма мышечной клетки должна больше отличаться от идиоплазмы нервной клетки и клетки пищеварительного тракта у одного и того же индивидуума, чем идиоплазма зародышевой клетки одного индивидуума отличается от идиоплазмы других индивидуумов того же вида; и все же, согласно Негели, предполагается, что последнее небольшое различие в эффекте обусловлено разницей в качестве причины - идиоплазмы, в то время как первое фундаментальное различие в гистологической дифференцировке клеток предполагается, что это следует из простого различия "напряжения и движения".

Гипотеза Негели представляется противоречивой сама по себе; ибо, хотя ее автор признает истинность фундаментального закона развития и объясняет стадии онтогенеза как сокращенное перечисление филетических стадий, он, тем не менее, объясняет последние принципом, отличным от того, который он использует для объяснения первых. Согласно Негели, этапы филогенеза основаны на истинных качественных различиях в идиоплазме: зародышевая плазма червя качественно отличается от зародышевой плазмы *Amphioxus*, лягушки или млекопитающего. Но если такие филетические стадии происходят одновременно в онтогенезе одного вида, то считается, что они основаны на различных "условиях напряжения и движения" одной и той же идиоплазмы! Мне кажется необходимым заключить, что если идиоплазма в ходе филетического развития претерпевает какие-либо изменения в определенной конституции, то такие изменения должны происходить и в онтогенезе; по крайней мере, пока филетические стадии повторяются. Либо все филетическое развитие основано на различных "условиях напряжения и движения", либо, если это — как я полагаю — невозможно, стадии онтогенеза должны основываться на качественных изменениях в идиоплазме.

Невольно возникает вопрос — как же получается, что такой проницательный мыслитель не замечает этого противоречия? Но далеко от ответа идти не приходится, и сам Негели указывает на это, когда добавляет эти слова к процитированному выше предложению: 'Отсюда следует, что если клетку отделить как зародышевую клетку на любой стадии онтогенетического развития и из любой части организма, такая клетка будет содержать все наследственные тенденции родительской особи'. Другими словами, если мы ограничиваемся различными "условиями напряжения и движения" в качестве объяснения, то, по-видимому, само собой разумеется, что идиоплазма может вновь принять свое первоначальное состояние, и, следовательно, что идиоплазма любой клетки в организме может снова стать идиоплазмой зародышевой клетки; для этого необходимо только, чтобы большее напряжение стало меньшим, или *наоборот*. Но если мы допускаем реальное изменение конституции, то обратное развитие идиоплазмы клеток

организма в зародышевые клетки представляется очень далеким от само собой разумеющегося явления, и тот, кто допускает это, должен привести веские доводы. Негели не приводит таких доводов, но рассматривает метаморфозы идиоплазмы в онтогенезе как простые различия в "условиях напряжения и движения". Эта фраза прикрывает слабую часть его теории; и я рассматриваю ее как ценное доказательство того, что Негели также считал, что феномены наследственности могут найти свое объяснение только в гипотезе непрерывности зародышевой плазмы; ибо его фраза способна лишь затемнить вопрос о том, как идиоплазма клеток организма может быть повторно преобразована в идиоплазму зародышевых клеток.

Я придерживаюсь мнения, что идиоплазма не может быть повторно преобразована, и я отстаивал это мнение в течение нескольких последних лет^[118], хотя до сих пор я особенно подчеркивал положительный аспект вопроса, а именно. о непрерывности зародышевой плазмы. Я пытался доказать, что зародышевые клетки организма получают свою сущностную природу из того факта, что зародышевая плазма каждого поколения переносится в то, которое следует за ним; и я пытался показать, что во время развития яйцеклетки в животное часть зародышевой субстанции — хотя и незначительная часть — переходит в неизменном виде в организм, который подвергается развитию, и что эта часть представляет собой основу, из которой возникают будущие зародышевые клетки. Таким образом, в определенной степени возможно понять, как получается, что сложная молекулярная структура зародышевой плазмы может сохраняться неизменной, даже в мельчайших деталях, на протяжении длительного ряда поколений.

Но как это было бы возможно, если бы зародышевая плазма формировалась заново у каждого индивидуума путем трансформации соматической идиоплазмы? И все же, если мы отвергаем "непрерывность зародышевой плазмы", мы вынуждены принять эту последнюю гипотезу относительно ее происхождения. Это гипотеза, принятая Страсбургером, и поэтому мы должны рассмотреть, как субъект представляет себя с его точки зрения.

Я полностью согласен со Страсбургером, когда он говорит: 'Специфические качества организмов основаны на ядрах'; и я также согласен с ним во многих его идеях относительно связи между ядром и телом клетки: 'Молекулярные стимулы исходят из ядра в окружающую цитоплазму; стимулы, которые, с одной стороны, контролируют явления ассимиляции в клетке, а, с другой стороны, придают росту цитоплазмы, который зависит от питания, определенный характер, присущий данному виду'. 'Питательная цитоплазма ассимилируется, в то время как ядро контролирует ассимиляцию, и, следовательно, ассимилируемые вещества обладают определенной конституцией и определенным образом питают цитоидиоплазму и ядерную идиоплазму. Таким образом, цитоплазма принимает участие в явлениях конструирования, от которых зависит конкретная форма организма. Эта конструктивная активность цитоидиоплазмы зависит отрегулирующего влияния ядер.' Таким образом, ядра "определяют конкретное направление, в котором развивается организм".

Мнение, выведенное из недавнего исследования феномена оплодотворения, о том, что ядро придает клетке свой специфический характер, получило окончательное и важное подтверждение в экспериментах по регенерации инфузорий, проведенных одновременно М. Нуссбаумом^[119] в Бонне, и А. Грубером^[120] во Фрайбурге. Утверждение Нуссбаума о том, что искусственно выделенная часть *парамеции*, которая не содержит никакого ядерного вещества, немедленно погибает, не должно приниматься как общепринятое, поскольку Грубер сохранял

подобные фрагменты других инфузорий живыми в течение нескольких дней. Более того, Грубер ранее показал, что встречаются отдельные простейшие, которые живут обычным образом и все же не имеют ядра, хотя эта структура присутствует у других особей того же вида. Но значение ядра становится ясным из факта, опубликованного Грубером, что такие искусственно отделенные фрагменты инфузорий неспособны к регенерации, в то время как, с другой стороны, те фрагменты, которые содержат ядра, всегда регенерируют. Следовательно, только под влиянием ядра клеточное вещество перестраивается в полноценный видовой тип. Принимая точку зрения, что ядро является фактором, определяющим специфическую природу клетки, мы стоим на прочном фундаменте, на котором можем безопасно строить.

Следовательно, если ядро первой сегментации содержит в своей молекулярной структуре все унаследованные тенденции развития, из этого должно следовать, что во время сегментации и последующего клеточного деления нуклеоплазма претерпит определенные и разнообразные изменения, которые должны вызвать различия, появляющиеся в образующихся клетках; ибо идентичные клеточные тела зависят, *при прочих равных условиях*, от идентичной нуклеоплазмы, и, наоборот, различные клетки зависят от различий в нуклеоплазме. Тот факт, что эмбрион растет сильнее в одном направлении, чем в другом, что его клеточные слои имеют различную природу и в конечном итоге дифференцируются в различные органы и ткани, заставляет нас принять заключение, что ядерное вещество также было изменено по своей природе, и что такие изменения происходят в ходе онтогенетического развития регулярным и определенным образом. Этой точки зрения придерживается и Страсбургер, и это должно быть мнение всех, кто стремится вывести развитие наследственных тенденций из молекулярной структуры зародышевой плазмы, а не из предварительно сформированных геммул.

Таким образом, мы подходим к важному вопросу о силах, с помощью которых изменяется определяющее вещество, или нуклеоплазма, и о том, каким образом оно изменяется в ходе онтогенеза, и от ответа на этот вопрос должны зависеть наши дальнейшие выводы. Простейшей гипотезой было бы предположить, что при каждом делении ядра его специфическое вещество разделяется на две половины неодинакового качества, так что тела клеток также трансформируются; ибо мы видели, что характер клетки определяется характером ее ядра. Таким образом, у любого многоклеточного организма первые две сферы сегментации были бы преобразованы таким образом, что одна содержала бы только наследственные тенденции энтодермы, а другая - эктодермы, и, следовательно, на более поздней стадии клетки энтодермы возникли бы из одной, а клетки эктодермы - из другой; и это, как известно, действительно происходит. В ходе дальнейшего деления нуклеоплазма первой клетки эктодермы снова разделилась бы неравномерно, например, на нуклеоплазму, содержащую наследственные тенденции нервной системы, и на нуклеоплазму, содержащую тенденции внешней кожи. Но даже тогда конец неравномерному делению ядер не был бы почти достигнут; ибо при формировании нервной системы ядерное вещество, содержащее наследственные тенденции органов чувств, в ходе дальнейшего клеточного деления было бы отделено от того, которое содержит тенденции центральных органов, и тот же процесс продолжался бы при образовании всех отдельных органов и в конечном развитии мельчайших гистологических элементов. Этот процесс протекал бы в определенном порядке, точно так же, как он протекал на протяжении очень долгого ряда предков; и определяющим и направляющим фактором является просто и исключительно ядерное вещество, нуклеоплазма, которая обладает такой молекулярной структурой в зародышевой клетке, что все последующие стадии ее молекулярной структуры в будущих ядрах обязательно должны возникнуть из нее, как только появятся

необходимые внешние условия. Это почти та же концепция онтогенетического развития, что и у эмбриологов, которые не приняли доктрину эволюции: ведь нам нужно только перенести первопричину развития из неизвестного источника внутри организма в ядерную субстанцию, чтобы сделать наши взгляды идентичными.

На первый взгляд кажется, что знания, полученные при изучении непрямого деления ядер, противоречат такой точке зрения, поскольку мы знаем, что каждая материнская петля так называемой ядерной пластинки делится в продольном направлении на две абсолютно равные половины, которые можно окрасить и таким образом сделать видимыми.

Таким образом, каждое полученное дочернее ядро получает равный запас половинок, и поэтому представляется, что два ядра должны быть полностью идентичными. По крайней мере, таков вывод Страсбургера, и он рассматривает такую идентичность как фундаментальный факт, который нельзя поколебать и с которым должны быть согласованы все попытки дальнейшего объяснения.

Как же тогда можно осуществить постепенную трансформацию ядерного вещества? Ибо такая трансформация обязательно должна иметь место, если ядерное вещество действительно является определяющим фактором развития. Страсбургер пытается поддержать свою гипотезу, предполагая, что неравенство дочерних ядер возникает из-за неравного питания; и поэтому он считает, что неравенство возникает после деления ядра и клетки. Страсбургер показал способом, который выше всякой критики, что ядро получает питание от тела клетки, но тогда тела клеток двух *hypothesi* идентичных дочерних ядер должны отличаться от первого, если они должны по-разному влиять на свои ядра. Но если ядро определяет природу клетки, то из этого следует, что два идентичных дочерних ядра, возникших в результате деления внутри одной материнской клетки, не могут обладать неодинаковыми клеточными телами. Однако на самом деле клеточные тела двух дочерних клеток часто различаются по размеру, внешнему виду и своей последующей истории, и этих фактов достаточно, чтобы доказать, что в таких случаях деление ядра должно было быть неравномерным. Мне представляется необходимым сделать вывод, что в таком случае материнское ядро должно было быть способно расщепляться на ядерные вещества различного качества. Я думаю, что в своей аргументации Страсбургер переоценил поддержку, оказываемую точными наблюдениями за непрямым разделением ядер. Безусловно, факт, открытый Флеммингом и более точно изученный Бальбиани и Пфицнером, что при ядерном делении петли расщепляются в продольном направлении, имеет большое и даже фундаментальное значение. Более того, наблюдения, проведенные в прошлом году ван Бенеденом за процессом оплодотворения *уаскарид*, придали открытию Флемминга более ясный и определенный смысл, чем можно было бы приписать ему вначале. Это открытие доказывает, во-первых, что ядро всегда делится на две части равного количества, и далее, что при каждом ядерном делении каждое дочернее ядро получает такое же количество ядерного вещества от отца, как и от матери; но, как мне кажется, это очень далеко от доказательства того, что качество родительских нуклеоплазм в дочерних ядрах всегда должно быть одинаковым. Верно, что факт, по-видимому, доказывает это; и если мы вспомним описание наиболее благоприятного примера, который был обнаружен до сих пор, а именно. процесс оплодотворения в яйцеклетке *аскариды*, представленный ван Бенеденом, две продольные половины каждой петли, безусловно, производят впечатление на читателя как абсолютно идентичные (сравните, например, лок. цит. по). Таблица XIX, рис. 1, 4, 5). Но мы не должны забывать, что мы видим не молекулярную структуру нуклеоплазмы, а нечто такое, на что мы

можем смотреть только (когда мы помним, насколько сложной должна быть эта молекулярная структура) как на очень грубое выражение ее количества. Наши самые мощные и лучшие линзы позволяют нам различить форму отдельных окрашиваемых гранул, присутствующих в петле, которая вот-вот разделится: они выглядят как сферы, а сразу после разделения - как полусферы. Но, согласно Страсбургеру, эти гранулы, так называемые микросомы, служат только для питания собственно ядерного вещества, которое находится между ними неустойчиво и поэтому не отчетливо видно. Но даже если эти гранулы представляют собой истинную идиоплазму, их разделение на две точно равные части не дало бы нам никаких доказательств равенства или неравенства в их строении: это дало бы нам только представление об их количественных соотношениях. Мы можем получить доказательства качества молекулярной структуры двух половинок только по их воздействию на тела дочерних клеток, и мы знаем, что эти последние часто отличаются по размеру и качеству.

Этот момент настолько важен, что я должен проиллюстрировать его еще несколькими примерами. Так называемые полярные тельца (будут рассмотрены более подробно ниже), которые выделяются во время созревания из яиц очень многих животных, являются настоящими клетками, как это впервые было доказано Бютчли на нематодах: их образование происходит в результате процесса несомненного клеточного деления, обычно сопровождающегося типичной формой непрямого ядерного деления^[121]. Если кто-то все еще сомневается в этом пункте, после наблюдений Фоля и Хертвига, он мог бы легко убедиться в его истинности, взглянув на рисунки (к сожалению, слишком малоизвестные), которые опубликовал Trinchese^[122], иллюстрирующие этот процесс в яйцах некоторых брюхоногих моллюсков. Яйца *Amphorina coerulea* во всех отношениях пригодны для наблюдения, они полностью прозрачны и имеют крупные отчетливые ядра, которые по цвету отличаются от зеленой цитоплазмы. В этих яйцах одно за другим образуются два полярных тела, и каждое из них немедленно делится повторно: отсюда следует, что на полюсе яйца расположены четыре полярных тела. Но как получается, что эти четыре клетки погибают, в то время как ядро, оставшееся в желтке и конъюгирующееся с ядром сперматозоида, использует все тело яйцеклетки и развивается в эмбрион? Очевидно, потому, что природа полярного тела отличается от природы яйцеклетки. Но поскольку природа клетки определяется качеством ядра, это качество должно отличаться с самого момента ядерного деления. Это подтверждается тем фактом, что нештатные сперматозоиды, которые иногда попадают в яйцеклетку, не конъюгируются с полярными телами. Согласно теории Страсбургера, может быть выдвинуто возражение, что различное качество ядер здесь вызвано очень разным количеством цитоплазмы, которой они окружены и питаются; но, с одной стороны, малость клеточных телец, окружающих большинство полярных шариков, должна иметь какое-то объяснение, и это может быть найдено только в природе ядра; а с другой стороны, количество клеточного тела, которое окружает полярные шарики *Амфорины*, на самом деле несколько больше сферы зеленой цитоплазмы, окружающей полярные шарики. ядро яйцеклетки! Таким образом, различие между полярными телами и яйцеклеткой может быть объяснено только на основе предположения, что при делении ядерного веретена образуются два качественно различных дочерних ядра.

По-видимому, нет никаких возражений против точки зрения, что микросомы ядерных петель — при условии, что эти тельца представляют собой идиоплазму — способны делиться на половины, равные по форме и внешнему виду, но неодинаковые по качеству. Мы знаем, что этот самый процесс происходит во многих яйцеклетках; так, в яйце дождевого червя первые две

сегментирующие сферы одинаковы по размеру и внешнему виду, и все же одна образует энтодерму, а другая - эктодерму эмбриона.

Поэтому я полагаю, что мы должны принять гипотезу о том, что при непрямом делении ядра образование неравных половин может происходить так же легко, как и образование равных половин, и что равенство или неравенство образующихся впоследствии дочерних клеток должно зависеть от равенства ядер. Таким образом, в течение онтогенеза происходит постепенная трансформация ядерного вещества, неизбежно навязываемая ему, согласно определенным законам, его собственной природой, и такая трансформация сопровождается постепенным изменением характера клеточных тел.

Это правда, что мы не можем получить каких-либо подробных знаний о природе этих изменений в ядерном веществе, но мы вполне можем прийти к определенным общим выводам о них. Если мы можем предположить вместе с Негели, что молекулярная структура зародышевой идиоплазмы, или, согласно нашей терминологии, зародышевой плазмы, усложняется в соответствии с большей сложностью развившегося из нее организма, то также будут приняты следующие выводы: молекулярная структура ядерного вещества проще, поскольку различия между возникающими из него структурами становятся меньше; что, следовательно, ядерное вещество сегментарной клетки дождевого червя, которое потенциально содержит всю эктодерму, обладает более сложной молекулярной структурой, чем у отдельного эпидермиса. клетка или нервная клетка. Эти выводы будут приняты, если вспомнить, что каждая деталь во всем организме должна быть представлена в зародышевой плазме своим особым расположением групп молекул (мицеллы Негели) и что зародышевая плазма содержит не только все количественные и качественные признаки вида, но также все индивидуальные вариации, поскольку они являются наследственными: например, небольшое углубление в центре подбородка, замеченное в некоторых семьях. Физические причины всех, по-видимому, незначительных наследственных привычек или структур, наследственных талантов и других психических особенностей, должны заключаться в ничтожном количестве зародышевой плазмы, которой обладает ядро зародышевой клетки; на самом деле, не в виде предварительно сформированных зародышей структуры (геммулез пангенезиса), а в виде вариаций в ее молекулярном строении; если бы это было невозможно, такие признаки не могли бы быть унаследованы. Негели показал в своей работе, которая настолько богата наводящими на размышления идеями, что даже в таком крошечном пространстве, как тысячная доля кубического миллиметра, может присутствовать такое огромное количество (400 000 000) мицелл, что становятся возможными самые разнообразные и сложные композиции. Отсюда следует, что молекулярная структура зародышевой плазмы в зародышевых клетках индивидуума должна отличаться от молекулярной структуры другой особи определенными различиями, хотя они могут быть лишь незначительными; и также из этого следует, что зародышевая плазма любого вида должна отличаться от зародышевой плазмы всех других видов.

Эти соображения приводят нас к выводу, что молекулярная структура зародышевой плазмы у всех высших животных должна быть чрезмерно сложной, и в то же время эта сложность должна постепенно уменьшаться в течение онтогенеза, поскольку структур, которые еще предстоит сформировать в любой клетке и, следовательно, представленных в молекулярном строении ее нуклеоплазмы, становится все меньше. Я не имею в виду, что нуклеоплазма содержит предварительно сформированные структуры, количество которых постепенно уменьшается по

мере того, как они выделяются в различных направлениях во время формирования органов: я имею в виду, что сложность молекулярной структуры уменьшается по мере того, как также уменьшается потенциал для дальнейшего развития, такой потенциал представлен в молекулярной структуре ядра. Нуклеоплазма, которая в совокупности своих частиц содержит потенциально сотню различных модификаций этого вещества, должна обладать гораздо более многочисленными видами и гораздо более сложным расположением таких частиц, чем нуклеоплазма, которая содержит только одну модификацию, способную определять характер клетки одного вида. Развитие нуклеоплазмы в процессе онтогенеза можно в некоторой степени сравнить с армией, состоящей из корпусов, которые состоят из дивизий, а те - из бригад, и так далее. Можно считать, что вся армия представляет собой нуклеоплазму зародышевой клетки: самое раннее клеточное деление (например, на первые клетки эктодермы и энтодермы) может быть представлено разделением двух корпусов, сформированных сходным образом, но с различными обязанностями, а последующие клеточные деления - последовательным разделением дивизий, бригад, полков, батальонов, рот и т.д.; И по мере того, как группы упрощаются, сфера их действия становится ограниченной. Следует признать, что эта метафора несовершенна в двух отношениях: во-первых, потому что уменьшается не количество нуклеоплазмы, а только ее сложность, и, во-вторых, потому что сила армии в основном зависит от ее численности, а не от сложности ее устройства. И мы также должны остерегаться предположения, что неравномерное ядерное деление просто означает отделение части молекулярной структуры, подобно отделению полка от бригады. Напротив, молекулярный состав материнского ядра, безусловно, изменяется во время деления таким образом, что одна или обе половины получают новую структуру, которой не существовало до их образования.

Мое мнение относительно поведения идиоплазмы в процессе онтогенеза отличается от мнения Нагели не только тем, что последний утверждает, что идиоплазма претерпевает изменения только в своих 'условиях натяжения и движения', но и потому, что он воображает, что это вещество состоит из предварительно сформированных зачатков структур ('Анлаген'). Взгляды Нагели, очевидно, связаны с его теорией о непрерывной сети идиоплазмы по всему телу; возможно, он пришел бы к другим выводам, если бы знал о том факте, что идиоплазму следует искать только в ядрах. Взгляды Негели на онтогенез лучше всего видны в следующих отрывках: 'Как только начинается онтогенетическое развитие, группы мицелл в идиоплазме, которые осуществляют первую стадию развития, начинают активный рост: такая активность вызывает пассивный рост других групп и увеличение всей идиоплазмы, возможно, во много раз превышающее ее прежний объем. Но интенсивность роста в двух сериях групп неодинакова, и, следовательно, возникает возрастающее напряжение, которое рано или поздно, в зависимости от количества, расположения и энергии активных групп, неизбежно делает продолжение процесса невозможным. Вследствие такого нарушения равновесия теперь происходит активный рост в следующей группе, приводящий к новому раздражению, и эта группа затем сильнее, чем все остальные, реагирует на напряжение, которое сначала стимулировало ее активность. Эти изменения повторяются до тех пор, пока не пройдут через все группы, и онтогенетическое развитие, наконец, не достигнет стадии, на которой происходит размножение, и, таким образом, будет достигнута первоначальная стадия зародыша'.

Следовательно, согласно Негели, различные стадии онтогенеза возникают в результате деятельности различных частей идиоплазмы: определенные группы мицелл в идиоплазме представляют собой зародыши ("Анлаген") определенных структур в организме: когда любой такой зародыш реагирует на стимуляцию, он производит соответствующую структуру. Мне

кажется, что эта гипотеза имеет некоторое сходство с теорией пангенезиса Дарвина. Я думаю, что предварительно сформированные зародыши структур ('Анлаген') Нагели и его группы таких зародышей являются высокоразвитыми эквивалентами геммулей пангенезиса, которые, согласно Дарвину, проявляют активность, когда приходит их очередь, или, согласно Нагели, когда они реагируют на стимуляцию. Когда группа таких микробов своим активным ростом или своим 'раздражением' вызвала аналогичный активный рост или аналогичное раздражение в следующей группе, первая может остановиться или может оставаться в состоянии активности вместе со своей преемницей в течение более длительного или короткого периода. Его активность может даже продолжаться неограниченное время, как это имеет место при формировании облиственных побегов у многих растений.

Здесь, опять же, мы признаем тот факт, что вся гипотеза Нагели тесно связана с предположением о том, что вся масса идиоплазмы непрерывна по всему организму. Иногда раздражается одна часть идиоплазмы, а иногда и другая часть, и тогда вырабатывается соответствующий орган. Но если, с другой стороны, идиоплазма не представляет собой непосредственно непрерывную массу, а состоит из тысяч отдельных нуклеоплазм, которые действуют вместе только через посредство своих клеточных телец, тогда мы должны заменить концепцию "онтогенетических стадий развития идиоплазмы" концепцией зачатков структуры ('Анлаген'). Различные разновидности нуклеоплазмы, возникающие в процессе онтогенеза, представляют собой, так сказать, зародыши Nägeli ('Анлагена'), потому что посредством своей молекулярной структуры они создают специфическое строение клеточных тел, над которыми они имеют контроль, а также потому, что они определяют последовательность будущих ядер и клеток.

Именно в этом смысле, и ни в каком другом, я могу говорить о присутствии предварительно сформированных микробов ('Анлагена') в идиоплазме. Мы можем предположить, что идиоплазма первого ядра сегментации лишь незначительно отличается от идиоплазмы второго онтогенетического этапа, а именно. идиоплазма двух следующих ядер сегментации. Возможно, только несколько групп мицелл были смещены или расположены несколько иначе. Но, тем не менее, такие группы мицелл не были зародышами ('Анлагеном') второй стадии, которые существовали ранее на первой стадии, поскольку они отличаются друг от друга различной молекулярной структурой. Эта структура на второй стадии, при нормальных условиях развития, снова вызывает изменение, посредством которого образуется другая молекулярная структура третьей стадии, и так далее.

Можно утверждать, что хорошо известный фундаментальный закон развития фон Бэра противоречит гипотезе о том, что идиоплазма на последовательных стадиях онтогенеза должна постепенно приобретать более простую молекулярную структуру. Организация вида в целом значительно усложнилась в ходе филогенеза: и если филетические стадии повторяются в онтогенезе, то, по-видимому, из этого следует, что структура идиоплазмы должна усложняться в ходе онтогенеза вместо того, чтобы упрощаться. Но сложность всего организма представлена не молекулярной структурой идиоплазмы какого-либо отдельного ядра, а молекулярной структурой всех ядер, присутствующих в любой момент времени. Верно, что зародышевая клетка, или, скорее, идиоплазма зародышевого ядра, должна усложняться по мере того, как организм, который возникает из нее, становится более сложным; но отдельные нуклеоплазмы каждой онтогенетической стадии могут упрощаться, в то время как вся масса

идиоплазм в организме (которые, взятые вместе, представляют рассматриваемую стадию) ни в коем случае не теряет в сложности.

Следовательно, если мы должны предположить, что молекулярная структура нуклеоплазмы упрощается в ходе онтогенеза по мере уменьшения числа структур, которые она потенциально содержит, из этого следует, что нуклеоплазма в клетках полностью дифференцированных тканей, таких как мышцы, нервы, органы чувств или железы, должна обладать относительно наиболее простой молекулярной структурой; поскольку она не может вызвать никакой новой модификации нуклеоплазмы, а может только продолжать производить клетки той же структуры, хотя и не всегда сохраняет эту способность.

Таким образом, мы возвращаемся к фундаментальному вопросу о том, как в организме возникают зародышевые клетки. Возможно ли, что нуклеоплазма зародышевой клетки с ее чрезвычайно сложной молекулярной структурой, потенциально содержащей все специфические особенности индивидуума, может возникнуть из нуклеоплазмы любой из клеток организма, — вещества, которое, как мы только что видели, утратило способность порождать любой новый вид клеток из-за постоянного упрощения своей структуры в процессе развития? Мне кажется, что было бы невозможно, чтобы простая нуклеоплазма соматических клеток таким образом внезапно приобрела способность образовывать сложнейшую нуклеоплазму, из которой только и может быть построен весь организм: я не вижу никаких доказательств существования силы, которая могла бы произвести такую трансформацию.

Эта трудность уже была оценена другими авторами.^[123] теоретические взгляды, о которых я уже упоминал, также зависят от гипотезы о том, что клетки, которые однажды дифференцировались для выполнения специальных функций, не могут быть повторно преобразованы в половые клетки: он также приходит к выводу, что последние отделяются от всех других клеток на очень раннем этапе эмбрионального развития, до того, как произойдет какая-либо гистологическая дифференцировка. Valaoritis^[124] также признал, что трансформация гистологически дифференцированных клеток в половые клетки невозможна. Его заставили поверить, что половые клетки позвоночных происходят из белых кровяных телец, поскольку он рассматривал эти последние как дифференцированные в минимально возможной степени. Ни одно из этих представлений не может быть поддержано. Первое - потому, что половые клетки всех растений и большинства животных на самом деле не отделены от соматических клеток в начале онтогенеза; второе - потому, что этому противоречит тот факт, что половые клетки позвоночных возникают не из кровяных телец, а из зародышевого эпителия. Но даже если бы этот факт не был установлен, мы были бы вынуждены отвергнуть гипотезу Валоритиса на теоретических основаниях, поскольку ошибочно предполагать, что белые кровяные тельца недифференцированы и что их нуклеоплазма подобна зародышевой плазме. Ни в одной из соматических клеток нет нуклеоплазмы, подобной нуклеоплазме зародышевой клетки, и ни об одной из этих последних нельзя сказать, что она недифференцирована. Все соматические клетки обладают определенной степенью дифференцировки, которая может быть жестко ограничена одним направлением или может происходить в одном из многих направлений. Все эти клетки сильно отличаются от яйцеклетки, из которой они произошли: все они отделены от нее многими поколениями клеток, и этот факт подразумевает, что их идиоплазма обладает структурой, сильно отличающейся от идиоплазмы, или зародышевой плазмы, яйцеклетки. Даже ядра двух первых сегментирующих сфер не могут обладать той же идиоплазмой, что и ядра первого сегментирующего ядра, иконечно, гораздо менее вероятно, чтобы такая идиоплазма

присутствовала в ядре какой-либо из более поздних клеток эмбриона. Структура идиоплазмы обязательно должна все больше и больше отличаться от структуры ядра первой сегментации по мере развития эмбриона. Идиоплазма первого ядра сегментации, и только этого ядра, является зародышевой плазмой и обладает такой структурой, что из нее может быть получен целый организм. Многие авторы, по-видимому, считают само собой разумеющимся, что любая эмбриональная клетка может воспроизвести весь организм, если поместить ее в подходящие условия. Но когда мы внимательно изучаем предмет, мы видим, что такими способностями не обладают даже те клетки эмбриона, которые находятся ближе всего к яйцеклетке, а именно. первые две сферы сегментации. Нам стоит только вспомнить многочисленные случаи, когда один из них образует эктодерму животного, в то время как другой производит энтодерму, чтобы признать справедливость этого возражения.

Но если первые сегментационные сферы не способны развиться в целостный организм, как это может быть в случае с одной из более поздних эмбриональных клеток или с одной из клеток полностью развитого животного организма? Это правда, что мы говорим об определенных клетках "эмбрионального характера", и только недавно Келлиker^[125] привел список таких клеток, среди которых он включает остеобласты, клетки хряща, лимфатические тельца и тельца соединительной ткани: но даже если эти клетки действительно заслуживают такого обозначения, никакого объяснения образования зародышевых клеток не дается, ибо идиоплазма последнего должна сильно отличаться от идиоплазмы первого.

Было бы ошибкой предполагать, что мы получим какое-либо дальнейшее представление о формировании зародышевых клеток, обращаясь к этим клеткам так называемого "эмбрионального характера", которые содержатся в теле зрелого организма. Конечно, хорошо известно, что многие клетки характеризуются очень резко выраженной гистологической дифференцировкой, в то время как другие дифференцированы лишь слабо; но представить, что из последних могут возникнуть зародышевые клетки, так же трудно, как и из первых. Оба класса клеток содержат идиоплазму со структурой, отличной от той, которая содержится в зародышевой клетке, и мы не имеем права предполагать, что какая-либо из них может образовывать зародышевые клетки, пока не будет доказано, что соматическая идиоплазма способна подвергаться повторной трансформации в зародышевую идиоплазму.

Тот же аргумент применим и к клеткам самого эмбриона, и отсюда следует, что те случаи раннего отделения половых клеток от соматических, на которых я часто настаивал как на указании непрерывности зародышевой плазмы, сейчас, по-видимому, не имеют такого решающего значения, как в то время, когда мы не были уверены в локализации идиоплазмы в ядрах. В подавляющем большинстве случаев зародышевые клетки отделяются не в начале эмбрионального развития, а только на какой-то из более поздних стадий. Единственное исключение обнаружено в полюсных клетках ('Polzellen') двукрылых, как было показано много лет назад Робинсом^[126] и мной^[127]. Это первые клетки, сформированные в яйцеклетке, и согласно более поздним наблюдениям Мечникова^[128] и Бальбиани^[129], они становятся половыми железами яйцеклетки эмбриона. Следовательно, здесь зародышевая плазма сохраняет истинную непрерывную непрерывность. Ядро яйцеклетки непосредственно дает начало ядрам полюсных клеток, и есть все основания полагать, что последние получают неизмененную часть

идиоплазмы первых, а вместе с ней и тенденции наследственности. Но во всех других случаях зародышевые клетки возникают путем деления из некоторых более поздних эмбриональных клеток, и поскольку они принадлежат к более продвинутой онтогенетической стадии развития идиоплазмы, мы можем заключить, что непрерывность сохраняется, только предположив (как я и делаю), что небольшая часть зародышевой плазмы сохраняется неизменной во время деления ядра сегментации и остается смешанной с идиоплазмой определенного ряда клеток, и что образование настоящих зародышевых клеток вызывается в определенный момент в ряду появлением клеток, в которых происходит деление зародышевой плазмы. преобладающей становится зародышевая плазма. Но если мы примем эту гипотезу, теоретически не имеет никакого значения, станет ли зародышевая плазма преобладающей в третьем, десятом, сотом или миллионном поколении клеток. Отсюда следует, что случаи раннего отделения зародышевых клеток не являются доказательством прямой персистенции родительских зародышевых клеток в зародышах потомства; ибо клетка, потомство которой становится частично соматическими, а частично зародышевыми клетками, сама по себе не может обладать признаками зародышевой клетки; но, тем не менее, она может содержать зародышевую идиоплазму и, таким образом, может передавать вещество, составляющее основу наследственности, от зародыша родителя к зародышу потомства.

Если мы не желаем принимать эту гипотезу, нам ничего не остается, кроме как приписать идиоплазме каждой последующей онтогенетической стадии способность к повторной трансформации на первой стадии. Страсбургер принимает эту точку зрения; и он считает, что идиоплазма ядер изменяется в ходе онтогенеза, но возвращается к состоянию первой стадии зародыша при ее завершении. Но правило вероятности противоречит такому предположению. Предположим, например, что идиоплазма зародышевой клетки характеризуется десятью различными качествами, каждое из которых может быть расположено относительно других двумя различными способами, тогда вероятность в пользу любой данной комбинации была бы представлена долей $(1/2)^{10} = 1/1024$: то есть повторное превращение соматической идиоплазмы в зародышевую плазму произойдет один раз из 1024, и поэтому такое повторное превращение не может стать правилом. Также очевидно, что сложная структура зародышевой плазмы, которая потенциально содержит, с подобием точного портрета, всю индивидуальность родителя, не может быть представлена всего десятью символами, но их должно быть значительно больше; также очевидно, что возможности расположения отдельных символов должны предполагаться намного большими, чем два; так что мы получаем формулу $(1/p)^n$, где p представляет возможности, а n символов. Таким образом, если n и p лишь немного больше, чем мы предполагали выше, вероятности становятся настолько малыми, что полностью исключают гипотезу о повторной трансформации соматической идиоплазмы в зародышевую плазму.

Можно возразить, что такая повторная трансформация гораздо более вероятна в случае тех зародышевых клеток, которые рано отделяются от соматических. Фактически, ничто не может быть выдвинуто против возможности того, что идиоплазма (например,) клеток третьего поколения может вернуться в состояние идиоплазмы зародышевой клетки; хотя, конечно, сама по себе возможность не доказывает факта. Но существует не так много случаев, когда половые клетки отделяются так рано, как в третьем поколении: и очень редко они отделяются в какой-либо момент во время истинной сегментации яйцеклетки. У *Daphnidae* (*Moina*) разделение происходит на пятой стадии сегментации^[130], и хотя это происходит необычно рано, оно не происходит до тех пор, пока идиоплазма не изменит свою молекулярную структуру шесть раз. В *Sagitta*^[131] разделение не происходит до тех пор, пока не образуется архентерон, и это после

того, как было произведено несколько сотен эмбриональных клеток, и, таким образом, после того, как зародышевая плазма изменила свою молекулярную структуру десять или более раз. Но в большинстве случаев разделение происходит на гораздо более поздней стадии; так, у гидроидов это происходит только после прохождения сотен или тысяч поколений клеток; и тот же факт имеет место у высших растений, где образование зародышевых клеток часто происходит в конце онтогенеза. В таких случаях вероятность повторного превращения соматической идиоплазмы в зародышевую плазму становится бесконечно малой.

Верно, что эти соображения относятся только к быстрой и внезапной повторной трансформации идиоплазмы. Если бы можно было доказать, что развитие не только внешне, но и в действительности является циклическим процессом, тогда ничто не могло бы быть противопоставлено повторной трансформации. Майнот недавно поддержал это^[132], что все развитие циклично, но это явно неверно, поскольку Нэгели уже показал, что существуют прямые нециклические пути развития или, во всяком случае, пути, при которых самое раннее состояние не повторяется в конце развития. Филетическое развитие всего органического мира ясно иллюстрирует развитие последнего рода; ибо, хотя мы можем предположить, что органическое развитие еще далеко не завершено, тем не менее можно с уверенностью предсказать, что оно никогда не вернется к своей первоначальной отправной точке путем обратного развития по тому же пути, по которому оно уже прошло. Никто не может поверить, что существующие фанерогамы когда-либо в будущей мировой истории пройдут все стадии филетического развития в точном обратном порядке и, таким образом, вернуться к форме одноклеточных Водорослей или монеры; или что существующие плацентарные млекопитающие разовьются в сумчатых, однопроходных, звероподобных рептилий и низших позвоночных форм, в червей и, наконец, в монеру. Но как может такой ход развития, который кажется невозможным в филогенезе, происходить как обычный метод онтогенеза? И совершенно независимо от вопроса о возможности, мы должны запросить доказательства фактического наличия циклического развития. Такое доказательство было бы обеспечено, если бы можно было показать, что нуклеоплазма тех соматических клеток, которые (например, у гидроидов) трансформируются в зародышевые клетки, проходит обратный путь через многие стадии развития в нуклеоплазму зародышевой клетки. Верно, что мы можем распознать различия в структуре идиоплазмы только по ее воздействию на клеточное тело, но не возникает никаких эффектов, указывающих на то, что имеет место такое обратное развитие. Поскольку ход поступательного развития вынужден проходить через многочисленные стадии, которые подразумеваются при сегментации и последующем наращивании эмбриона и т.д., совершенно невозможно предположить, что обратное развитие произошло бы внезапно. Было бы, по крайней мере, необходимо предположить, что клетки эмбрионального характера, которые, как говорят, трансформировались в примитивные зародышевые клетки, должны пройти обратно через, во всяком случае, основные фазы своего онтогенеза. Внезапное превращение нуклеоплазмы соматической клетки в нуклеоплазму зародышевой клетки было бы почти таким же невероятным, как превращение млекопитающего в амёбу; и все же мы вынуждены признать, что превращение должно быть внезапным, поскольку не видно никаких следов таких регрессивных стадий развития. Если внешний вид клетки в целом дает нам какое-либо представление о структуре ее ядерной идиоплазмы, мы можем быть уверены, что развитие примитивной зародышевой клетки протекает без перерыва, с момента ее первого узнаваемого образования до окончательного образования отдельных мужских или женских половых клеток.

Я хорошо знаю, что Страсбургер утверждал, что при окончательном созревании половых клеток вещество ядер возвращается к состоянию, подобному тому, которое существовало в начале онтогенетического развития; однако такое утверждение не является доказательством, а лишь предположением, сделанным в поддержку теории. Я также знаю, что Нуссбаум и другие полагают, что при образовании сперматозоидов у высших животных на определенной стадии начинается обратное развитие; но даже если эта интерпретация верна, такое обратное развитие привело бы только к появлению примитивной зародышевой клетки и не дало бы объяснения дальнейшей трансформации идиоплазмы этой клетки в зародышевую плазму. Но это последнее превращение - как раз тот момент, который больше всего нуждается в доказательстве по любой теории, кроме той, которая предполагает, что примитивная зародышевая клетка все еще содержит неизмененную зародышевую плазму. Всякая попытка представить вероятным такое повторное превращение соматической нуклеоплазмы в зародышевую плазму терпит крах перед известными фактами о гидроидах, у которых только определенные клетки организма из многочисленных так называемых эмбриональных клеток способны стать примитивными зародышевыми клетками, в то время как остальные не обладают этой способностью.

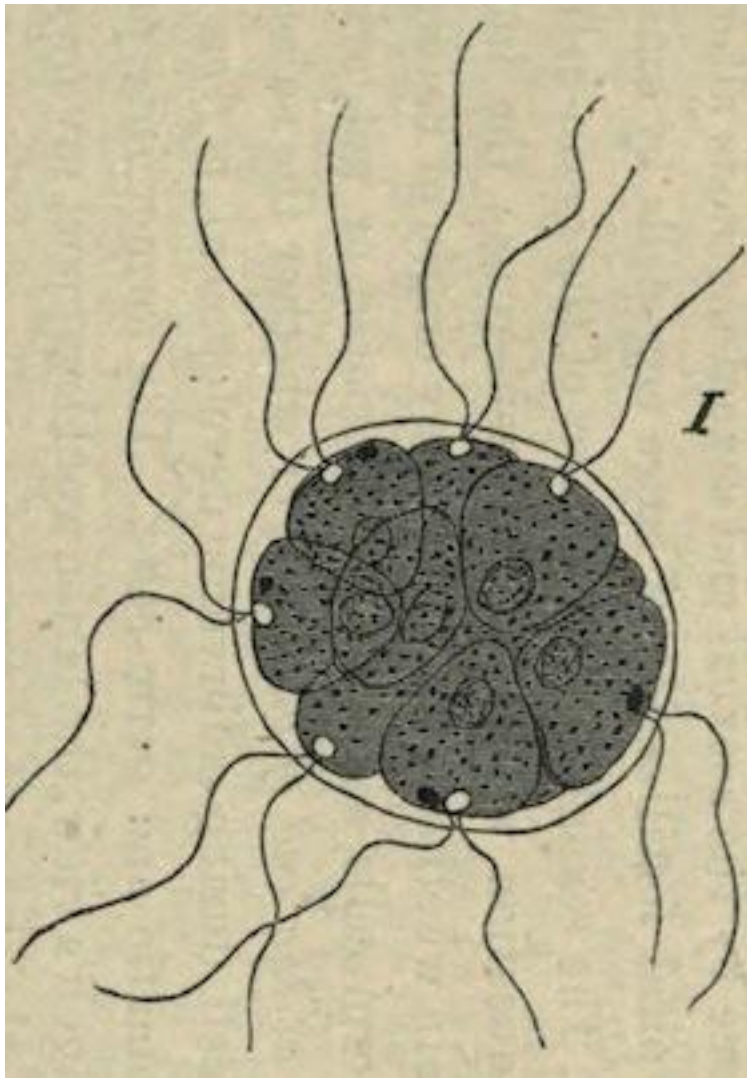
Поэтому я должен считать ошибочной гипотезу, предполагающую, что соматическая нуклеоплазма может быть преобразована в зародышевую плазму. Такую точку зрения можно назвать "гипотезой циклического развития зародышевой плазмы".

Негели попытался обосновать такую гипотезу филетическими соображениями. Он считает, что филетическое развитие следует за чрезвычайно медленным, но устойчивым изменением идиоплазмы в направлении большей сложности, и что такие изменения становятся заметными лишь периодически. Он считает, что переход от одной филетической стадии к другой происходит главным образом из-за того факта, что "в любом онтогенезе самое последнее структурное изменение, от которого зависит разделение зародышей, происходит на более высокой стадии, на одно или несколько клеточных поколений позже", чем это произошло на более низкой стадии. 'Последнее структурное изменение само по себе остается неизменным, в то время как серия структурных изменений, непосредственно предшествующих ему, увеличивается'. Я считаю, что Негели, будучи ботаником, находился под слишком большим влиянием явлений растительной жизни. Несомненно, верно, что у растений, и особенно у высших форм, зародышевые клетки появляются, так сказать, только в конце онтогенеза; но факты, подобные этим, не справедливы в животном царстве: во всяком случае, они неверны в подавляющем большинстве случаев. У животных, как я уже упоминал несколько раз, зародышевые клетки отделяются от соматических клеток во время эмбрионального развития, иногда даже в самом его начале; и очевидно, что это последнее является первоначальным, филетически древнейшим способом формирования. Имеющиеся в нашем распоряжении факты указывают на то, что зародышевые клетки появляются впервые только после эмбриологического развития в тех случаях, когда происходит образование колоний, полученных бесполом путем, либо со сменой поколений, либо без нее; или в случаях, когда смена поколений происходит без образования таких колоний. В колонии полипов зародышевые клетки вырабатываются более поздними поколениями, а не основателем колонии, который развился из яйцеклетки. Это также верно для колоний Siphonophora, и зародышевые клетки, по-видимому, возникают очень поздно в некоторых случаях длительной метаморфозы (иглокожие), но, с другой стороны, они возникают во время эмбрионального развития других форм (Insecta), которые также подвергаются метаморфозу. Очевидно, что филетическое развитие колоний или

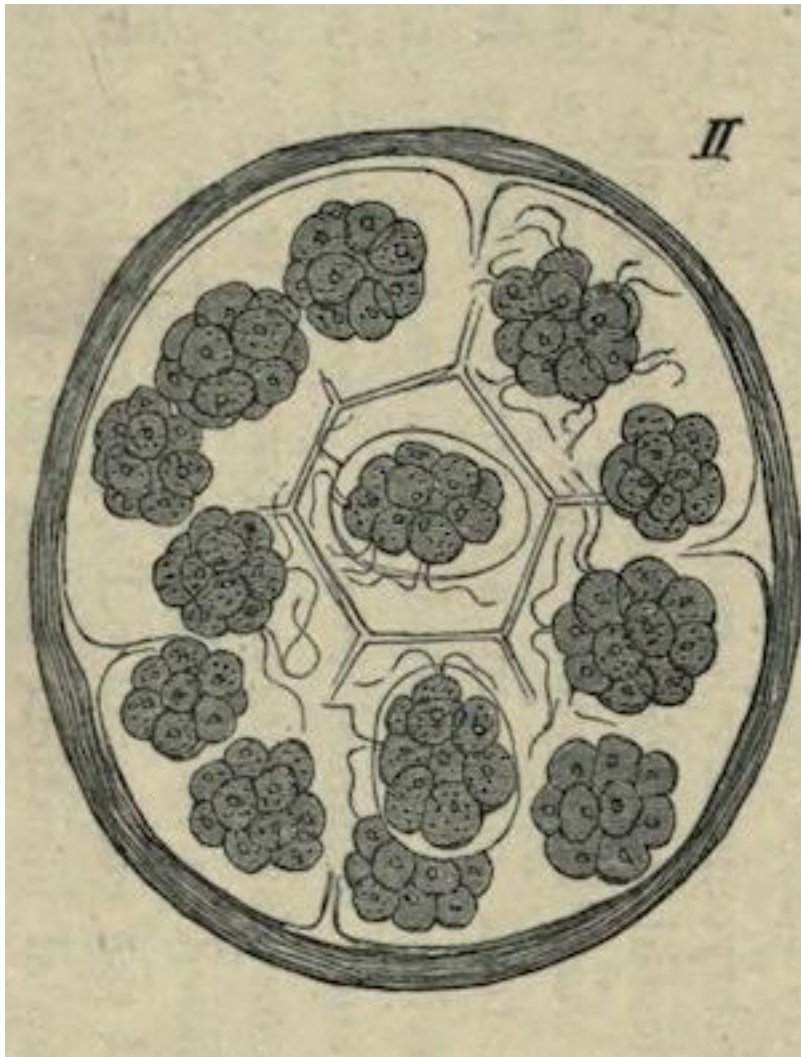
стай должно было следовать за филетическим развитием отдельных особей и что образование зародышевых клеток у последних, следовательно, должно представлять собой первоначальный метод. Таким образом, зародышевые клетки первоначально возникли в начале онтогенеза, а не в его конце, когда формируются соматические клетки.

Это утверждение особенно подтверждается историей некоторых низших растений или, по крайней мере, организмов, содержащих хлорофилл, и я думаю, что эти формы представляют собой замечательную иллюстрацию моей теории относительно филетического происхождения зародышевых клеток, как объяснялось в моих более ранних статьях на ту же тему.

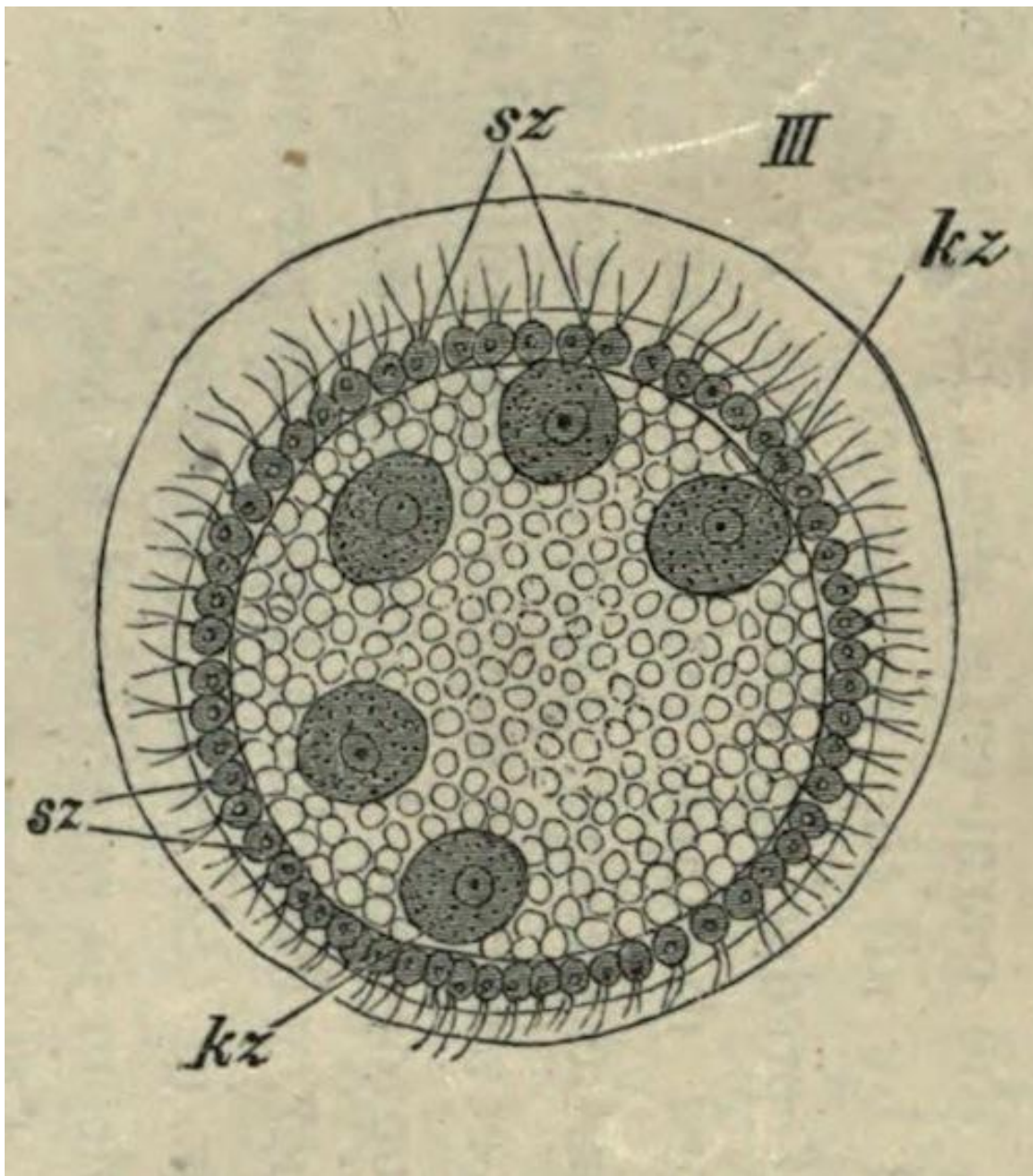
Филетическое происхождение зародышевых клеток, очевидно, совпадает с дифференциацией первых многоклеточных организмов путем разделения труда^[133]. Если мы хотим исследовать связь между зародышевыми и соматическими клетками, мы должны рассматривать не только высокоразвитые и сильно дифференцированные многоклеточные организмы, но мы также должны обратить наше внимание на те более простые формы, в которых представлены филетические переходы. В дополнение к одиночным одноклеточным организмам, мы знаем о других, живущих колониями, составные части или клетки которых (каждая из них эквивалентна одноклеточному организму) морфологически и физиологически идентичны. Каждая единица питается, передвигается и при определенных обстоятельствах способна к самовоспроизведению и, таким образом, к образованию новой колонии путем повторного деления. Род *Pandorina* (рис. I), принадлежащий к естественному порядку *Volvocineae*, представляет собой такие 'гомопластидные' (Гетте) организмы. Он образует сферическую колонию, состоящую из реснитчатых клеток, все из которых совершенно одинаковы: они заключены в бесцветную студенистую массу. Каждая клетка содержит хлорофилл, имеет красное глазное пятно и пульсирующую вакуоль. Эти колонии размножаются половым и бесполом путем (рис. II) методы поочередно, хотя в первом случае конъюгирующие роевые клетки нельзя с уверенностью отличить от мужских или женских. При обоих видах размножения каждая клетка в колонии действует как репродуктивная клетка; фактически, она ведет себя точно так же, как одноклеточный организм.



I. *Pandorina morum* (по Прингсгейму), роящаяся колония.,



II. Колония, разделенная на шестнадцать дочерних колоний: все клетки одинаковы.



III. Молодая особь *Volvox minor* (по Штейну), все еще заключенная в стенку клетки, из которой она была произведена партеногенетически. Составляющие клетки делятся на соматические (sz), зародышевые клетки (kz).

Очень интересно обнаружить, что в другом роде, принадлежащем к тому же естественному порядку, произошел переход от гомопластидного состояния к гетеропластидному и разделение на соматические и репродуктивные клетки. У *Вольвокса* (рис. III) сферическая колония состоит из двух видов клеток, а именно. из очень многочисленных мелких реснитчатых клеток и из гораздо меньшего количества крупных зародышевых клеток без ресничек. Только последние обладают способностью производить новую колонию, и это происходит попеременно бесполом и половым способами: в последнем происходит типичное оплодотворение крупных яйцеклеток маленькими сперматозоидами. Половая дифференцировка зародышевых клеток не имеет существенного значения для вопроса, который мы сейчас рассматриваем; важным

моментом является установление того, возникают ли здесь, при самом происхождении гетеропластидных организмов, зародышевые клетки, дифференцированные половым путем или нет, из соматических клеток в конце онтогенеза, или вещество родительской зародышевой клетки во время эмбрионального развития с самого начала разделяется на соматические и зародышевые клетки. Первая интерпретация поддержала бы точку зрения Нэгели, вторая - мою собственную. Но Кирхнер^[134] четко указывает, что зародышевые клетки *Volvox* дифференцируются во время эмбрионального развития, то есть до выхода молодого гетеропластидного организма из яйцеклеточной капсулы. Поэтому мы не можем себе представить, что филетическое развитие первого гетеропластидного организма происходило способом, отличным от того, который я ранее отстаивал на теоретических основаниях, до того, как мне в голову пришел этот поразительный пример. Зародышевая плазма (нуклеоплазма) какого-либо гомопластидного организма (подобного *пандорине*), должно быть, модифицировала молекулярную структуру в ходе филогенеза, так что колония клеток, образовавшихся в результате ее деления, больше не состояла из идентичных единиц, а из двух разных видов. После этого разделения только зародышевые клетки сохранили способность к размножению, которой обладают все родительские клетки, в то время как остальные сохранили способность производить аналогичные клетки только путем деления. Таким образом, *Volvox*, по-видимому, представляет собой четкое доказательство того, что при филетическом происхождении гетеропластидных групп соматические клетки не были, как предполагает Нэгели, интеркалированы между материнской зародышевой клеткой и дочерними зародышевыми клетками в каждом онтогенезе, но что соматические клетки возникли непосредственно из первых, с которыми они ранее были идентичны, как это происходит даже сейчас в случае с *Pandorina*. Таким образом, непрерывность зародышевой плазмы устанавливается по крайней мере в начале филетического ряда развития.

Уже часто упоминавшийся факт, что у большинства высших организмов разделение зародышевых клеток происходит позже, и часто очень поздно, в конце всего онтогенеза, доказывает, что время, в которое произошло это разделение двух видов клеток, должно было постепенно изменяться. В этом отношении хорошо зарекомендовавшие себя примеры раннего разделения имеют большую ценность, поскольку они служат для соединения крайних случаев. Совершенно невозможно утверждать, что зародышевые клетки гидроидов или высших растений существуют со времени эмбрионального развития как индифферентные клетки, которые невозможно отличить от других и которые дифференцируются только в более поздний период. Такому взгляду противоречит простейшее математическое соображение; ибо очевидно, что ни одна из относительно немногих клеток эмбриона не может быть исключена из огромного увеличения за счет деления, которое должно произойти, чтобы произвести большое количество дочерних особей, образующих колонию полипов. Следовательно, ясно, что все клетки эмбриона должны в течение длительного времени действовать как соматические клетки, и ни одна из них не может быть зарезервирована как зародышевые клетки и ничего больше: более того, этот вывод подтверждается непосредственным наблюдением. Половой зародыш *корина* возникает в части Полипа, которая никоим образом не отличается от окружающих областей, стенка тела равномерно состоит из двух отдельных слоев клеток, один из которых образует эктодерму, а другой - энтодерму. Затем происходит быстрый рост в одном месте, и некоторые из полученных таким образом молодых клеток трансформируются в зародышевые клетки, которые ранее не существовали как отдельные клетки.

Поэтому, строго говоря, я допустил неточность, утверждая (в предыдущих работах), что зародышевые клетки сами по себе бессмертны; они содержат только неумирающую часть организма — зародышевую плазму; и хотя это вещество, насколько нам известно, неизменно окружено клеточным телом, оно не всегда контролирует последнее и, таким образом, придает ему характер зародышевой клетки. Но это признание существенно не меняет наш взгляд на предмет в целом. Мы все еще можем противопоставлять зародышевые клетки, как неумирающую часть тела многоклеточных, тленным соматическим клеткам. Если природа и характер клетки определяются субстанцией ядра, а не телом клетки, то сохраняется бессмертие зародышевых клеток, хотя только ядерное вещество непрерывно переходит от одного поколения к другому.

Г. Ягер^[135] был первым, кто заявил, что тело высших организмов состоит из двух видов клеток, а именно онтогенетических и филетических клеток, и что последние, репродуктивные клетки, не являются продуктом первых (клеток тела), но что они возникают непосредственно из родительской зародышевой клетки. Он предположил, что образование зародышевых клеток происходит на самой ранней стадии эмбриональной жизни, и, таким образом, он полагал, что связь между зародышевой плазмой родителя и потомства получила удовлетворительное объяснение. Как я ранее упоминал во введении, Нуссбаум также выдвинул эту гипотезу в более поздний период и также основал ее на непрерывности зародышевых клеток. Он предположил, что оплодотворенная яйцеклетка делится на клетки особи и на клетки, которые влияют на сохранение вида, и поддержал эту точку зрения, сославшись на несколько известных случаев раннего отделения половых клеток. Он даже поддержал эту гипотезу, когда я доказал в своих исследованиях на гидромедузах, что половые клетки не всегда отделяются от соматических клеток во время эмбрионального развития, но часто в гораздо более поздний период. Гипотеза о прямой связи между зародышевыми клетками потомства и родителя не только опровергается фактами, известными по гидроидам и фанерогам^[136], которые напоминают их в этом отношении, но даже примеры ранних отделенных зародышевых клеток, приведенные Ягером и Нуссбаумом, фактически не подтверждают их гипотезу. Среди существующих организмов крайне редко зародышевые клетки возникают непосредственно из родительской яйцеклетки (как у двукрылых). Если, однако, зародышевые клетки разделяются всего несколькими клеточными поколениями позже, постулируемая преемственность нарушается; ибо эмбриональная клетка, потомством которой являются частично зародышевые клетки и частично соматические клетки, сама по себе не может обладать природой зародышевой клетки, и ее идиоплазма не может быть идентична идиоплазме родительской зародышевой клетки. Для того чтобы доказать это, необходимо лишь обратиться к аргументам относительно онтогенетических стадий развития идиоплазмы. В вышеупомянутых случаях преемственность от зародышевой субстанции родителя к субстанции потомства может быть объяснена только предположением, что соматическая нуклеоплазма все еще содержит некоторое количество неизменной зародышевой плазмы. Я полагаю, что фундаментальная идея Ягера и Нуссбаума совершенно верна: это та же идея, которая привела меня к гипотезе непрерывности зародышевой плазмы, а именно, к убеждению, что наследственность может быть понята только с помощью такой гипотезы. Но оба этих автора сформулировали эту идею в форме гипотезы, которая не соответствует фактам. То, что это так, также подтверждается следующими словами Нуссбаума — ‘клеточный материал индивидуума (соматические клетки) никогда не может произвести ни одной половой клетки’. Такое образование, несомненно, имеет место не только у гидроидов и фанерогамов, но и во многих других случаях. Зародышевые клетки действительно могут быть

произведены не какой-либо индифферентной клеткой эмбрионального характера, а определенными клетками и при обстоятельствах, которые позволяют нам положительно заключить, что они были предопределены для этой цели с самого начала. Другими словами, клетки, о которых идет речь, содержат зародышевую плазму, и только это позволяет им стать зародышевыми клетками.

В результате моих исследований гидроидов^[137] Я пришел к выводу, что зародышевая плазма присутствует в очень тонко разделенном и, следовательно, невидимом состоянии в определенных соматических клетках с самого начала эмбрионального развития и что затем она передается через бесчисленные поколения клеток тем отдаленным особям колонии, в которых образуются половые продукты. Этот вывод основан на том факте, что зародышевые клетки встречаются только в определенных локализованных областях ("Keimstätten"), в которых ранее не присутствовали ни зародышевые клетки, ни примитивные зародышевые клетки (клетки, которые трансформируются в зародышевые клетки в более поздний период). Примитивные зародышевые клетки также образуются только в локализованных областях, возникающих из соматических клеток эктодермы. Место, в котором возникают зародышевые клетки, одинаково у всех особей одного и того же вида, но различается у разных видов. Можно показать, что такие различия соответствуют разным филетическим стадиям процесса смещения, который имеет тенденцию к удалению локализованной области из ее исходного положения (манубриума Медузы) в центростремительном направлении. Для целей настоящего исследования нет необходимости обсуждать причины такого изменения позиции. Филетические перемещения локализованных областей вызываются в ходе онтогенеза фактической миграцией примитивных зародышевых клеток из места, где они возникли, в положение, в котором они подвергаются дифференцировке в зародышевые клетки. Но мы не можем поверить, что примитивные зародышевые клетки мигрировали бы, если бы зародышевые клетки могли образоваться из любых других молодых клеток индифферентного характера, которых так много у гидроидов. Даже когда локализованная область подвергается очень незначительному смещению, например, когда она перемещается с внешней стороны мезоглоэи внутрь^[138], изменение всегда осуществляется за счет активной миграции примитивных зародышевых клеток через вещество мезоглоэи. Хотя локализованная область была в значительной степени смещена в ходе филогенеза, изменения в положении всегда происходили очень постепенно и никогда внезапно, и все эти стадии повторяются в онтогенезе всех существующих видов путем миграции примитивных зародышевых клеток из области предков в то место, где зародышевые клетки возникают сейчас. Хартлауб^[139] недавно добавил еще один пример (*Obelia*) к многочисленным подробным описаниям этих филетических перемещений локализованной области и онтогенетических миграций примитивных зародышевых клеток, которые приведены в моей работе, на которую я уже ссылался. Пример с *Obelia* представляет особый интерес, поскольку направление смещения здесь обратное, оно происходит центробежно, а не в центростремительном направлении.

Но если смещения локализованных областей могут происходить только часто обходным методом миграции примитивных зародышевых клеток, мы вынуждены заключить, что это единственный способ, которым может быть произведено изменение, и что другие клетки неспособны играть роль примитивных зародышевых клеток. И если другие клетки не способны принять эту роль, то это должно быть потому, что для образования зародышевых клеток должна присутствовать нуклеоплазма определенного характера, или, согласно условиям моей теории, присутствие зародышевой плазмы необходимо для этой цели. Я не вижу, как мы можем

избежать заключения о непрерывности зародышевой плазмы; ибо, если бы предполагалось, что соматическая идиоплазма претерпевает трансформацию в зародышевую плазму, такое предположение не объясняло бы, почему вытеснение происходит небольшими стадиями и с крайней и постоянной заботой о сохранении связи с клетками предковой области. Этот факт может быть объяснен только гипотезой о том, что клеточные поколения, отличные от тех, которые заканчиваются образованием клеток предковой области, совершенно неспособны к трансформации в зародышевые клетки.

Страсбургер возразил, что передача зародышевой плазмы по определенным линиям, а именно. при определенной последовательности соматических клеток это невозможно, потому что идиоплазма находится в ядре, а не в теле клетки, и потому что ядро может разделиться только на две точно равные половины непрямым методом деления, который, как мы должны полагать, имеет место в этих случаях. "Действительно, можно было бы предположить, - говорит Страсбургер, - что во время ядерного деления определенные молекулярные группы остаются неизменными в ядерном веществе, которое в других отношениях трансформируется, и что эти группы равномерно распределены по всему организму; но мы не можем представить, что их передача могла осуществляться только по определенным линиям".

Я не думаю, что возражения Страсбургера могут быть поддержаны. Я основываю это мнение на моей предыдущей критике предполагаемого равенства двух дочерних ядер, образованных непрямым делением. Я не вижу никаких причин, по которым две половинки всегда должны иметь одинаковую структуру, хотя они могут быть одинакового размера и веса. Я удивлен, что Страсбургер допускает возможность того, что зародышевая плазма, которая, как я думаю, смешана с идиоплазмой соматических клеток, может оставаться неизменной при прохождении через организм; ибо, если этот автор прав, утверждая, что изменения ядерного вещества в онтогенезе вызваны питательным влиянием клеточного тела (цитоплазмы), из этого следует, что все ядерное вещество клетки должно изменяться при каждом делении и что ни одна неизменная часть не может остаться. Мы можем только представить, что одна часть ядра может претерпевать изменения, в то время как другая часть остается неизменной, если мы будем считать, что необходимые преобразования ядерного вещества осуществляются чисто внутренними причинами, а именно. что они вытекают из строения нуклеоплазмы. Но то, что одна часть может оставаться неизменной и что такая персистенция действительно имеет место, показано вышеописанными случаями, в которых зародышевые клетки очень рано отделяются от развивающейся яйцеклетки. Таким образом, в яйце двукрылых два ядра, которые сначала отделяются делением от ядра сегментации, образуют половые клетки, и это доказывает, что они получают зародышевую плазму ядра сегментации в неизменном виде. Но во время или до разделения этих двух ядер оставшаяся часть сегментирующего ядра, должно быть, изменилась по своей природе, иначе она продолжала бы образовывать 'полюсные клетки' в более поздний период вместо образования соматических клеток. Хотя во многих случаях клеточные тела таких ранних эмбриональных клеток не имеют каких-либо видимых различий, идиоплазма их ядер, несомненно, должна отличаться, иначе они не могли бы развиваться в разных направлениях. Мне кажется не только возможным, но и во всех отношениях вероятным, что тела таких ранних эмбриональных клеток одинаковы как в действительности, так и по внешнему виду; ибо, хотя идиоплазма ядра определяет характер тела клетки, и хотя каждая дифференцировка последнего зависит от определенной структуры его нуклеоплазмы, из этого не обязательно следует, что верно обратное утверждение, а именно. что каждое изменение в структуре нуклеоплазмы должно приводить к изменениям в теле

клетки. Точно так же, как дождь невозможен без облаков, но каждое облако не обязательно вызывает дождь, так и рост невозможен без химических изменений, но химические процессы любого рода и степени необязательно приводят к росту. Точно так же всякого рода изменения в молекулярной структуре нуклеоплазмы не обязательно оказывают преобразующее влияние на цитоплазму, и мы можем легко представить, что длинная серия изменений в нуклеоплазме может проявляться только в виде и энергии происходящих ядерных делений, при этом клеточное вещество остается неизменным в том, что касается его молекулярной и химической структуры. Это предположение согласуется с тем фактом, что в течение первого периода эмбрионального развития у животных клеточные тела не проявляют никаких видимых различий или только такие, которые очень незначительны; хотя встречаются исключительные случаи, особенно среди низших животных. Но даже эти последние (например, разница во внешнем виде клеток эктодермы и энтодермы у губок и кишечнополостных), возможно, в большей степени зависят от различной примеси питательных веществ, чем от каких-либо заметных различий в самой цитоплазме. Очевидно, что при построении эмбриона количество клеточного материала должно быть прежде всего увеличено, и что только в более поздний период материал должен быть дифференцирован таким образом, чтобы обладать различными качествами, в соответствии с принципом разделения труда. Факты такого рода также противоречат точке зрения Страсбургера, согласно которой причина изменений в нуклеоплазме кроется не в самом этом веществе, а в теле клетки.

Я полагаю, что показал, что теоретически вряд ли можно выдвинуть какие-либо возражения против точки зрения, согласно которой ядерное вещество соматических клеток может содержать неизмененную зародышевую плазму или что эта зародышевая плазма может передаваться по определенным линиям. Это правда, что мы могли бы *априори* предположить, что все соматические ядра содержат небольшое количество неизмененной зародышевой плазмы. У гидроидов такое предположение невозможно, потому что только определенные клетки в определенной последовательности обладают способностью развиваться в зародышевые клетки; но вполне можно представить, что у некоторых организмов было бы большим преимуществом, если бы каждая часть обладала способностью разрастаться в организм в целом и производить половые клетки при соответствующих обстоятельствах. Такие случаи могли бы существовать, если бы было возможно, чтобы все соматические ядра содержали ничтожную долю неизмененной зародышевой плазмы. По этой причине другое возражение Страсбургера против моей теории также не выдерживает критики, а именно. что определенные растения можно размножать кусочками корневищ, корней или даже листьями, и что растения, полученные таким способом, в конечном итоге могут дать начало цветам, плодам и семенам, из которых возникают новые растения. "Легко вырастить новые растения из листьев *бегонии*, которые были срезаны и просто положены на влажный песок, и все же в нормальном ходе онтогенеза молекулы зародышевой плазмы не были бы вынуждены проходить через лист; и поэтому они должны отсутствовать в его ткани. Поскольку из листа можно вырастить растение, дающее цветок и плод, совершенно очевидно, что в растении не может существовать особых клеток, содержащих зародышевую субстанцию.' Но я думаю, что этот факт только доказывает, что у *бегонии* и подобных растений все клетки листьев или, возможно, только определенные клетки содержат небольшое количество зародышевой плазмы, и что, следовательно, эти растения специально приспособлены для размножения листьями. Как же тогда получается, что все растения не могут быть воспроизведены таким образом? Никто никогда не выращивал дерево из листа липы или дуба, или цветущее растение из листа

тюльпана или выюнка. Недостаточно ответить, что в последних упомянутых случаях листья более специализированы и, таким образом, становятся неспособными вырабатывать зародышевую субстанцию; поскольку клетки листа у этих разных растений вряд ли подверглись гистологической дифференцировке в разной степени. Если, несмотря на это, одно из них может дать цветущее растение, в то время как другие не обладают такой способностью, то, конечно, ясно, что должны существовать причины, отличные от степени гистологической дифференцировки; и, по моему мнению, такую причину следует искать в примеси небольшого количества неизменной зародышевой плазмы к некоторым из их ядер.

В превосходных лекциях Сакса по физиологии растений мы читаем на странице 723^[140] — "У настоящих мхов почти любая клетка корней, листьев и осей побегов, и даже незрелого спорогония, может вырасти при благоприятных условиях, укорениться, сформировать новые побеги и дать начало независимому живому растению". Поскольку такие растения производят зародышевые клетки. клетки более позднего периода, здесь мы имеем случай, который требует предположения, что все или почти все клетки должны содержать зародышевую плазму.

Теория непрерывности зародышевой плазмы представляется мне еще менее опровергнутой или даже сделанной невероятной из-за фактов смены поколений. Если зародышевая плазма может передаваться из яйцеклетки в определенные соматические клетки особи и если она может далее передаваться по определенным линиям, то нетрудно предположить, что она может передаваться через вторую, третью или через любое количество особей, полученных от первой почкованием. Фактически, у гидроидов, на которых в основном основана моя теория непрерывности зародышевой плазмы, смена поколений является наиболее важным средством размножения.

II. Значение полярных тел.

Мы уже видели, что специфическая природа клетки зависит от молекулярной структуры ее ядра; и из этого вывода следует, что моя теория дополнительно, и, как я твердо верю, подтверждается феноменом вытеснения полярных тел, который так долго оставался необъяснимым.

Ибо, если специфическая молекулярная структура клеточного тела обусловлена структурой нуклеоплазмы, то каждый вид клеток, который гистологически дифференцирован, должен иметь специфическую нуклеоплазму. Но яйцеклетка большинства животных, по крайней мере в период роста, ни в коем случае не является безразличной клеткой самого примитивного типа. В такой период его клеточное тело должно выполнять совершенно особые функции; оно должно выделять питательные вещества определенной химической природы и физического строения и накапливать этот пищевой материал таким образом, чтобы он мог быть в распоряжении эмбриона во время его развития. В большинстве случаев яйцеклетка также образует мембраны, которые часто характерны для определенных видов животных. Таким образом, растущая яйцеклетка гистологически дифференцирована и в этом отношении напоминает соматическую клетку. Возможно, это можно сравнить с клеткой железы, которая не выделяет свой секрет, а откладывает его в своем собственном веществе^[141]. Для выполнения таких специфических функций требуется определенное клеточное тело, а последнее зависит от конкретного ядра. Отсюда следует, что растущая яйцеклетка должна обладать нуклеоплазмой специфической молекулярной структуры, которая управляет вышеупомянутыми секреторными функциями клетки. Нуклеоплазму гистологически дифференцированных клеток можно назвать гистогенетической нуклеоплазмой, и растущая яйцеклетка должна содержать такое вещество и

даже определенную его специфическую модификацию. Эта нуклеоплазма никак не может быть такой же, как та, которая на более позднем этапе вызывает эмбриональное развитие. Такое развитие может быть вызвано только истинной зародышевой плазмой чрезвычайно сложного строения, подобной той, которую я ранее пытался описать. Отсюда следует, что ядро яйцеклетки содержит два вида нуклеоплазмы: -зародышевую плазму и своеобразную модификацию гистогенетической нуклеоплазмы, которую можно назвать *овогенетической нуклеоплазмой*. Это вещество должно значительно преобладать в молодой яйцеклетке, поскольку, как мы уже видели, оно контролирует рост последней. С другой стороны, зародышевая плазма поначалу может присутствовать лишь в незначительном количестве, но в процессе роста клетки она должна значительно увеличиваться. Но для того, чтобы зародышевая плазма могла контролировать тело клетки, или, другими словами, для того, чтобы могло начаться эмбриональное развитие, все еще преобладающая овогенетическая нуклеоплазма должна быть удалена из клетки. Это удаление происходит тем же способом, что и разделение различных ядерных веществ в течение онтогенеза эмбриона: а именно. путем ядерного деления, ведущего к делению клеток. Удаление полярных телец - это не что иное, как удаление овогенетической нуклеоплазмы из яйцеклетки. О том, что овогенетическая нуклеоплазма продолжает значительно преобладать в ядре до самого последнего момента, можно заключить из того факта, что два последовательных деления последнего и выброс двух полярных телец, по-видимому, являются правилом. Если таким образом небольшая часть клеточного тела удаляется из яйцеклетки, то экструзию, по всей вероятности, следует рассматривать как неизбежную потерю, без которой удаление овогенетической нуклеоплазмы не может быть осуществлено.

Это моя теория значения полярных тел, и я не собираюсь *in extenso* противопоставлять ее теориям, предлагаемым другими; поскольку такие теории хорошо известны и существенно отличаются от моей собственной. Все авторы сходятся во мнении, что из яйцеклетки удаляется нечто, что могло бы стать препятствием для эмбрионального развития; но мнения расходятся относительно природы этого вещества и точных причин его удаления^[142]. Некоторые наблюдатели (например, Майнот^[143], ван Бенеден и Бальфур) рассматривают ядро как гермафродитное и предполагают, что в полярных телах мужской элемент вытесняется, чтобы сделать яйцеклетку способной к оплодотворению. Другие говорят об омолаживании ядра, третьи снова полагают, что количество ядерного вещества должно быть уменьшено, чтобы стать равным количеству обычно мельчайшего ядра сперматозоида, и что таким образом корректируются пропорции для ядерной конъюгации.

Мне кажется, что первая точка зрения опровергается тем фактом, что яйцеклетка передает как мужские, так и женские качества, в то время как сперматозоид также передает женские качества. Следовательно, зародышевая плазма ядра яйцеклетки не может рассматриваться как женская, а зародышевая плазма ядра сперматозоида не может рассматриваться как мужская: и то, и другое сексуально индифферентно. Последняя точка зрения была недавно сформулирована Страсбургером, который считает, что количество идиоплазмы, содержащейся в зародышевом ядре, должно быть уменьшено наполовину и что при конъюгации с ядром сперматозоида снова образуется целое ядро. Хотя я считаю, что фундаментальная идея, лежащая в основе этой гипотезы, совершенно верна, а именно. поскольку влияние каждого ядра в такой же степени зависит от его количества, как и от его качества, я должен выдвинуть возражение, что уменьшение количества не является объяснением выброса полярных тел. Количество идиоплазмы, содержащейся в зародышевом ядре, на самом деле уменьшается не

наполовину, а на три четверти, поскольку два деления происходят одно за другим. Таким образом, при конъюгации с ядром сперматозоида, которое, как мы можем предположить, имеет тот же размер, что и зародышевое ядро, образуется ядро, которое может содержать лишь половину того количества идиоплазмы, которое присутствовало в исходном зародышевом ядре до деления. Точка зрения Страсбургера оставляет необъясненным вопрос, почему размер зародышевого ядра до выброса полярных тел был, таким образом, вдвое больше; и даже если мы пренебрегаем теорией овогенетической нуклеоплазмы и предполагаем, что это более крупное ядро было полностью составлено из зародышевой плазмы, следует спросить, почему сегментация яйцеклетки не началась раньше. Теория, объясняющая сперматозоид как оживляющий принцип, запускающий эмбриональное развитие, подобно искре, зажигающей порох, действительно ответила бы на этот вопрос очень простым способом. Но Страсбургер не принимает эту теорию и придерживается, как и я, совершенно иной точки зрения, которая будет объяснена позже.

Если, с другой стороны, мы предположим, что зародышевое ядро содержит два различных вида нуклеоплазмы, то ответ на этот вопрос будет вполне удовлетворительным. В дальнейшем, рассматривая партеногенез, я упомяну факт, который, как мне кажется, является реальным доказательством справедливости этого объяснения; и, если мы примем этот факт на данный момент, станет ясно, что простое объяснение, предлагаемое сейчас феноменам, которые иначе так трудно понять, также в значительной степени поддержало бы теорию непрерывности зародышевой плазмы. Такое объяснение, прежде всего, очень четко продемонстрировало бы сосуществование двух нуклеоплазм с разными качествами в одном и том же ядре. Моя теория должна быть подтверждена этим объяснением, поскольку, если бы последнее было опровергнуто, тонепрерывность зародышевой плазмы нельзя было бы предположить ни в каком случае, даже в простейших случаях, когда, как у двукрылых, зародышевые клетки являются первичными продуктами эмбрионального развития. Ибо даже у этих насекомых яйцеклетка обладает специфическим гистологическим признаком, который должен зависеть от специфически дифференцированного ядра. Если, таким образом, два вида нуклеоплазмы отсутствуют, мы должны предположить, что в таких случаях зародышевая плазма новообразованных зародышевых клеток, которая перешла в неизмененном виде из сегментированного ядра, сразу же полностью трансформируется в овогенетическую нуклеоплазму и должна быть повторно преобразована в зародышевую плазму в более поздний период, когда яйцеклетка полностью созреет. Мы никак не могли понять, почему такая повторная трансформация требует удаления части ядерного вещества.

Во всяком случае, мое объяснение проще всех других, поскольку оно предполагает только однократную трансформацию части зародышевой плазмы, а не последующую повторную трансформацию овогенетической нуклеоплазмы в зародышевую плазму, что столь маловероятно. Овогенетическая нуклеоплазма должна обладать качествами, совершенно отличными от зародышевой плазмы; и, прежде всего, она нелегко приводит к делению, и, таким образом, мы можем лучше понять факт, сам по себе столь замечательный, что яйцеклетки не увеличиваются в количестве при делении, когда они приобрели свою специфическую структуру, и контролируются овогенетической нуклеоплазмой. Тенденция к ядерному делению, а следовательно, и к делению клеток, не проявляется до тех пор, пока во взаимоотношениях между двумя видами нуклеоплазмы, содержащейся в зародышевом ядре, не произойдут до известной степени изменения. Это изменение совпадает с достижением телом яйцеклетки максимального размера. Страсбургер, опираясь на свои наблюдения *заспирогиры*, приходит к

выводу, что стимул к клеточному делению исходит от тела клетки; но так называемые центры притяжения на полюсах ядерного веретена, очевидно, возникают под влиянием самого ядра, даже если мы допустим, что они полностью состоят из цитоплазмы. Но этот момент не был решен, и мы можем предположить, что так называемые "Polkörperchen" веретена (Fol) происходят из ядра, хотя они расположены вне ядерной мембраны^[144]. Многие моменты, связанные с этим предметом, все еще находятся в состоянии неопределенности, и мы должны воздерживаться от общих выводов до тех пор, пока не будет возможно четко продемонстрировать точную природу определенных явлений, связанных с косвенным разделением ядер, которые все еще остаются неясными, несмотря на усилия стольких превосходных наблюдателей. Мы даже не можем составить определенного мнения относительно того, является ли хроматин или ахроматин ядерной нити настоящей идиоплазмой. Но хотя эти моменты еще не до конца поняты, мы вправе утверждать, что клетка приступает к делению под влиянием определенных состояний ядра, хотя последние невидимы до тех пор, пока клеточное деление уже не началось.

Теперь я перехожу к рассмотрению моей гипотезы относительно значения образования полярных тел в свете тех установленных фактов, которые имеют к ней отношение.

Если удаление полярных телец означает удаление овогенетической нуклеоплазмы после завершения гистологической дифференцировки яйцеклетки, мы должны ожидать обнаружения полярных телец у всех видов, за исключением тех, у которых яйцеклетка осталась в примитивном недифференцированном состоянии, если такие виды действительно существуют. Везде, где яйцеклетка приобретает характер специализированной клетки, например, при достижении определенного размера или конституции, при добавлении пищевого желтка или образовании мембран, она также должна содержать овогенетическую нуклеоплазму, которая в конечном итоге должна быть удалена, если зародышевая плазма хочет получить контроль над яйцеклеткой. В этом отношении совершенно не имеет значения, предназначена ли яйцеклетка для оплодотворения.

Если мы исследуем многоклеточные в связи с этим вопросом, мы обнаружим, что полярные тела еще не обнаружены у губок^[145], но это отрицательное свидетельство не является доказательством того, что они действительно отсутствуют. По всей вероятности, никто никогда серьезно не пытался их найти, и, возможно, существуют трудности с доказательствами их существования, потому что яйцеклетка долгое время находится на свободе и даже активно перемещается в ткани мезоглеи. Мы могли бы ожидать, что образование полярных телец здесь происходит, как и во всех других случаях, когда яйцеклетка становится зрелой, то есть в то время, когда яйцеклетки уже плотно окутаны губчатой тканью. Во всяком случае, яйца губок, насколько они известны, приобретают специфическую природу, обладая особым клеточным телом, часто содержащим пищевой желток, и ядром, которое характерно для яиц всех животных в процессе роста. Следовательно, мы не можем сомневаться в присутствии специфической овогенетической нуклеоплазмы и, следовательно, должны также полагать, что в конечном итоге она удаляется в полярных телах.

У других кишечнополостных, червей, иглокожих и моллюсков были описаны полярные тела, а также у некоторых ракообразных, а именно. у *Balanus Хука* и у *Cetochilus septentrionale* Гроббена. Последний пример представляется вполне заслуживающим доверия, но есть некоторые сомнения относительно первого, а также в отношении *Мойны* (дафниды), у которой

Гроббен обнаружил тело, которое он счел полярным телом, на верхнем полюсе яйца, которое только начинало сегментировать. У насекомых полярные тела до настоящего времени не были описаны^[146], и только в нескольких случаях у позвоночных, как у *Petromyzon* Купффера и Бенеке.

Следует оставить на будущее решение вопроса о том, происходит ли выброс полярных тел в тех больших группах животных, у которых они до сих пор не были обнаружены. Тот факт, однако, что они не были обнаружены таким образом, не может рассматриваться как возражение против моей теории, поскольку мы не знаем *априори*, не происходило ли удаление овогенетической нуклеоплазмы в ходе филогенеза каким-либо другим и менее заметным образом. Клеточное тело полярных шариков у многих яиц настолько крошечное, что прошло много времени, прежде чем была распознана клеточная природа этих структур^[147]; и возможно, что их крошечный размер может указывать на тот факт, что произошел филетический процесс сокращения, в результате которого яйцо может быть лишено как можно меньшего количества материала. Во всяком случае, доказано, что у всех групп многоклеточных ядро претерпевает изменения во время созревания яйцеклетки, которые полностью аналогичны тем, которые приводят к образованию полярных телец в тех яйцеклетках, которые ими обладают. В первых случаях вполне возможно, что природа пошла более коротким путем, чтобы достичь той же цели.

Было бы важным возражением, если бы можно было показать, что в мужских зародышевых клетках не происходит никакого процесса, соответствующего вытеснению полярных телец, поскольку очевидно, что и здесь, согласно моей теории, мы должны ожидать возникновения такого процесса. Подавляющее большинство сперматозоидов настолько сильно отличаются по своему характеру от обычных индифферентных (т. е. недифференцированных) клеток, что они, очевидно, гистологически дифференцированы в очень высокой степени, и, следовательно, сперматозоиды, подобно желтообразующим зародышевым клеткам, должны обладать специфическим ядерным веществом. Таким образом, большинство сперматозоидов напоминают соматические клетки в том смысле, что они имеют специфическую гистологическую структуру, но их характерная форма не имеет ничего общего с их оплодотворяющей способностью, а именно. с их способностью быть носителями зародышевой плазмы. Как ни важна эта структура для того, чтобы сделать возможным приближение к яйцеклетке и проникновение в нее, она не имеет ничего общего со свойством сперматозоида передавать качества вида и особи следующему поколению. Ядерное вещество, которое придает такой клетке вид нити, или звездчатой формы (у ракообразных), или формы бумеранга (присутствует у некоторых дафний), или формы конической пули (нематоды), никак не может быть тем же ядерным веществом, что и то, которое после конъюгации с яйцеклеткой содержит в своей молекулярной структуре тенденцию к образованию нового многоклеточного тела того же вида, что и то, с помощью которого оно было произведено. Следовательно, мы должны заключить, что сперматозоид также содержит два вида нуклеоплазмы, а именно зародышевую плазму и спермогенетическую нуклеоплазму.

Это правда, что мы не можем сказать *априори*, не может ли влияние, оказываемое на сперматозоид спермогенетической нуклеоплазмой, быть устранено каким-либо иным способом, кроме ее удаления из клетки. Допустимо, например, что это вещество может быть удалено из ядра, но может остаться в теле клетки, где оно каким-то образом становится бессильным. Мы еще ничего толком не знаем о существенных условиях ядерного разделения, и совершенно невозможно привести какие-либо факты в поддержку моего предыдущего

предположения. Предполагается, что зародышевая плазма присутствует в ядре растущей яйцеклетки в меньшем количестве, чем овогенетическая нуклеоплазма, и количество зародышевой плазмы постепенно увеличивается: таким образом, когда яйцеклетка достигает своего максимального размера, противостояние между двумя различными видами нуклеоплазмы становится настолько заметным вследствие изменения их количественных соотношений, что их разделение, а именно: ядерное подразделение, результаты. Но хотя мы не в состоянии различить по каким-либо видимым характеристикам различные виды нуклеоплазмы, которые могут быть объединены в одну ядерную нить, предположение о том, что влияние каждого вида прямо пропорционально его количеству, является наиболее очевидным и естественным. Тенденция зародышевой плазмы, содержащейся в ядре, не может дать о себе знать до тех пор, пока также присутствует избыток овогенетической нуклеоплазмы. Мы можем представить, что действия двух различных видов нуклеоплазмы объединяются для получения результирующего эффекта; но когда два воздействия, оказываемые на клетку, почти противоположны, только более сильное может дать о себе знать, и в таком случае последнее должно превышать первое по количеству, потому что часть его как бы нейтрализуется другой нуклеоплазмой, действующей в противоположном направлении. Это метафорическое представление может дать нам ключ к объяснению того факта, что овогенетическая нуклеоплазма превосходит по количеству зародышевую плазму. Очевидно, что эти два вида нуклеоплазмы проявляют противоположные тенденции по крайней мере в одном отношении. Зародышевая плазма имеет тенденцию осуществлять деление клетки на две первые сферы сегментации; овогенетическая нуклеоплазма, с другой стороны, обладает тенденцией к росту клеточного тела без деления. Следовательно, зародышевая плазма не может дать о себе знать и не способна вытеснить овогенетическую нуклеоплазму до тех пор, пока она не достигнет такого относительного размера, который позволит ей успешно противостоять последней.

Применяя эти идеи к сперматозоидам, мы должны увидеть, происходит ли изгнание части ядерного вещества, а именно. в них также происходит образование спермогенетической нуклеоплазмы, соответствующей овогенетической нуклеоплазме.

Насколько мы можем судить по полностью обоснованным наблюдениям, такие явления действительно обнаруживаются во многих случаях, хотя они кажутся отличными от тех, которые происходят в яйцеклетке, и не могут получить столь определенной интерпретации.

Попытка доказать, что процесс, подобный вытеснению полярных телец, имеет место при образовании сперматозоидов, уже предпринималась теми наблюдателями, которые рассматривают такое вытеснение как удаление мужского элемента из яйцеклетки, что приводит к половой дифференцировке; поскольку такая теория также требует удаления части ядерного вещества из созревающего сперматозоида. Так, согласно Э. ван Бенедену и Ч. Юлину, клетки, которые у *аскарид* производят сперматогонии (материнские клетки сперматозоидов), вытесняют определенные элементы из своей ядерной пластинки, - явление, которое до сих пор не наблюдалось ни у одного другого животного, и даже в этом случае было только предположено, а не наблюдалось непосредственно. Более того, сперматозоиды не приобрели своей специфической формы (конической пулевидной) в то время, когда происходит это изгнание из сперматогоний, и мы должны ожидать, что спермогенетическая нуклеоплазма не будет удалена до тех пор, пока она не завершит свою работу, а именно. до тех пор, пока не будет достигнута определенная форма сперматозоида. Мы могли бы скорее предположить, что явления, объяснимые таким образом, наблюдаются в тех сперматобластофорах (материнских клетках

сперматозоидов), которые, как давно известно, не участвуют в образовании ядер сперматозоидов, но по большей части остаются в основании последних и погибают после их созревания и отделения. В этом случае эти ядра могут оказывать влияние на специфическую форму сперматозоидов, поскольку первые возникают и развиваются в виде пучков сперматозоидов внутри материнской клетки.

Уже было показано на многих группах животных, что части материнских клеток сперматозоидов^[148] погибают, не развившись в сперматозоиды, как у саламандр, у лягушки, у многих червей и улиток, а также у млекопитающих (Бломфилд). Но внимание наблюдателей было направлено скорее на ту часть клеточного тела, которая не используется при образовании сперматозоидов, чем на ядро; и во многих из этих случаев все еще не хватает доказательств того, что часть ядра также погибает. Новое исследование должно решить, погибает ли ядро материнской клетки-сперматозоида, как правило, и становится ли часть ядра бессильной каким-либо другим способом там, где таких материнских клеток не существует. Возможно, парануклеус (Небенкерн) сперматозоида, впервые описанный Ла Валеттом Сент-Джорджем, а впоследствии обнаруженный у многих животных самых разных групп, является аналогом полярного тела. Верно, что этот так называемый парануклеус в настоящее время рассматривается как уплотненная часть тела клетки, но мы должны помнить, что до сих пор обсуждался вопрос о том, образуется ли головка сперматозоида из ядра клетки или из парануклеуса; и что наблюдатели, придерживавшиеся первого взгляда, вследствие этого были вынуждены рассматривать парануклеус как продукт тела клетки. Но согласно самым последним исследованиям Fol^[149], Roule^[150], Balbiani^[151], и будет^[152], при формировании фолликулярного эпителия в яичниках разных групп не исключено, что части ядра могут отделяться, не проходя через процесс о кариокинезе. Таким образом, очень возможно, что парануклеус может быть продуктом основного ядра, а не конденсированной частью тела клетки. Эта точка зрения подтверждается его поведением с окрашивающими реагентами, в то время как другая точка зрения, согласно которой он возникает из клеточного вещества, не основана на непосредственном наблюдении. Следовательно, будущее исследование должно решить, следует ли рассматривать парануклеус как спермогенетическую нуклеоплазму, изгнанную из ядра. Но даже если на этот вопрос ответить утвердительно, нам все равно придется объяснить, почему это ядерное вещество, оставаясь в теле клетки, не продолжает осуществлять никакого контроля над последней.

Страсбургер недавно перечислил большое количество случаев из различных групп растений, в которых созревание как мужских, так и женских зародышевых клеток сопровождается явлениями, сходными с выбросом полярных телец. В этом отношении явления, происходящие в пыльцевых зернах фанерогамов, имеют удивительное сходство с созреванием яйцеклетки животного. Например, у листовенницы материнская клетка-сперматозоид делится три раза подряд, причем продукты деления в каждом случае очень неодинаковы; и точно так же, как в случае с полярными телами, три маленькие так называемые вегетативные клетки быстро уменьшаются после разделения и не имеют дальнейшей физиологической ценности. Согласно Страсбургеру, так называемая "клетка вентрального канала", которая у мхов, папоротников и хвойных отделяется от женской зародышевой клетки, во всех отношениях напоминает нам полярные тела яйцеклеток животных. Кроме того, сперматозоиды во мхах и сосудистых криптограммах выделяют небольшой пузырь перед выполнением своих функций^[153]. С другой стороны, эквиваленты "полярных телец" ("клеток вентральных каналов"), как говорят, отсутствуют в саговниках, хотя они так близки к хвойным растениям. Более того, "в оосферах

(яйцеклетках) покрытосеменных растений не происходит явления, которое можно было бы сравнить с образованием полярных телец'. Таким образом, Страсбургер приходит к выводу, что отделение определенных частей от зародышевых клеток не во всех случаях необходимо для созревания и что такие явления не являются фундаментальными, как явления оплодотворения, которые всегда должны происходить по одним и тем же морфологическим линиям. Далее он приходит к выводу, что первые явления необходимы только в случае зародышевых клеток определенных организмов, чтобы привести ядра, предназначенные для полового акта, в физиологическое состояние, необходимое для его надлежащего выполнения.

Я не желаю отказываться от идеи, что вытеснение гистогенетических частей ядерного вещества во время созревания зародышевых клеток также является общим явлением у растений; поскольку процесс представляется фундаментальным, в то время как аргумент о том, что он не был доказан повсеместно, имеет лишь сомнительную ценность. Зародышевый мешок покрытосеменных растений представляет собой настолько сложную структуру, что мне кажется возможным (как и Страсбургеру), что 'процессы, предшествующие образованию яйцеклетки, имеют отношение к половой дифференцировке ядра яйцеклетки'. Кроме того, возможно, что растительная яйцеклетка в определенных случаях может обладать настолько простой структурой и столь малой степенью гистологической специализации, что для нее не было бы необходимости содержать какую-либо специфическую гистогенетическую нуклеоплазму: таким образом, она с самого начала полностью состояла бы из зародышевой плазмы. В таких случаях, конечно, его созревание не сопровождалось бы изгнанием соматической нуклеоплазмы.

До сих пор я воздерживался от обсуждения вопроса о том, может ли процесс образования полярных тел требовать интерпретации, полностью отличной от той, которую я ему дал, может ли он получить чисто морфологическую интерпретацию.

В прежние времена это могло рассматриваться только как имеющее чисто филетическое значение: на него можно было смотреть только как на последний остаток процесса, который раньше обладал некоторым значением, но который теперь лишен какого-либо физиологического значения. Мы действительно вынуждены признать, что в связи с истинными полярными телами яйцеклеток животных действительно происходит процесс, который мы не можем объяснить физиологическими основаниями; я имею в виду разделение полярных телец после того, как они были удалены из яйца. У многих животных два полярных тела снова делятся после их изгнания, образуя четыре тела, которые отчетливо обладают клеточной структурой, как это наблюдал Тринкесе в случае с брюхоногими моллюсками. Но, во-первых, это второе разделение происходит не всегда, и, во-вторых, очень маловероятно, чтобы процесс, который происходит на первой стадии онтогенеза, или, точнее говоря, до начала онтогенеза, и который, следовательно, является остатком какой-то чрезвычайно древней филетической стадии, сохранился бы до наших дней, если бы он не обладал каким-то очень важным физиологическим значением. Мы можем с уверенностью утверждать, что она давно бы исчезла, если бы не имела какого-либо физиологического значения. Опираясь на наши знания о медленном и постепенном, хотя и несомненном исчезновении в ходе филогенеза органов, утративших свои функции, и процессов, потерявших смысл, мы вынуждены рассматривать процесс формирования полярных тел как имеющий большое физиологическое значение. Но эта точка зрения не исключает возможности того, что процесс также имел морфологическое значение, и я считаю, что мы вполне оправданы в попытке (как недавно сделал Бютчли^[154]) выяснить, каким могло быть это морфологическое значение.

Если бы было окончательно доказано, что удаление полярных телец есть не что иное, как удаление гистогенетической нуклеоплазмы из зародышевой клетки, мнение (которое так тесно связано с теорией непрерывности зародышевой плазмы) о том, что повторной трансформации специализированной идиоплазмы в зародышевую плазму произойти не может, получило бы еще большее подтверждение; ибо мы не находим, чтобы какая-либо часть организма выбрасывалась просто потому, что она бесполезна: органы, утратившие свои функции, повторно поглощаются, и их материал, таким образом, используется для содействия построению организма.

III. О природе партеногенеза.

Хорошо известно, что образование полярных телец неоднократно связывалось с сексуальностью зародышевых клеток и что оно использовалось для объяснения явлений партеногенеза. Теперь, возможно, мне будет позволено развить взгляды на природу партеногенеза, к которым я пришел под влиянием моего объяснения полярных тел.

Теория партеногенеза, принятая Майно и Бальфуром, отличается своей простотой и ясностью среди всех других интерпретаций, которые были предложены до сих пор. Действительно, их объяснение следует естественно и почти как само собой разумеющееся, если верно предположение, сделанное этими наблюдателями, о том, что полярное тело является мужской частью гермафродитной яйцеклетки. Яйцеклетка, потерявшая свою мужскую часть, не может развиваться в эмбрион до тех пор, пока при оплодотворении не получит новую мужскую часть. С другой стороны, яйцеклетка, которая не изгоняет свою мужскую часть, может развиваться без оплодотворения, и, таким образом, мы приходим к очевидному выводу, что партеногенез основан на неизгнании полярных телец. Бальфур четко заявляет, "что функция формирования полярных клеток была приобретена яйцеклеткой с явной целью предотвращения партеногенеза"^[155].

Очевидно, что я не могу разделить это мнение, поскольку я рассматриваю удаление полярных телец просто как удаление овогенетической нуклеоплазмы, от которой зависит развитие специфической гистологической структуры яйцеклетки. Я должен предположить, что явления созревания в партеногенетической яйцеклетке и в половой яйцеклетке в точности идентичны, и что в обоих случаях овогенетическая нуклеоплазма должна быть каким-то образом удалена, прежде чем может начаться эмбриональное развитие.

К сожалению, фактическое доказательство этого предположения не столь полное, как могло бы желаться. Во-первых, мы пока не уверены, выбрасываются ли полярные тельца партеногенетическими яйцеклетками^[156]; ибо ни в одном случае такое выбрасывание не было установлено вне всяких сомнений. Верно, что этот недостаток не дает никакой поддержки объяснению Майно и Бальфура, поскольку во всех случаях, когда полярные тельца не были обнаружены в партеногенетических яйцеклетках, эти структуры также отсутствуют в яйцеклетках, требующих оплодотворения у того же вида. Но хотя факт выталкивания полярных телец в партеногенезе еще не доказан, мы должны предположить почти наверняка, что явления

созревания, связанные или не связанные с выталкиванием полярных телец, одинаковы у яйцеклеток, которые развиваются партеногенетически, и у яйцеклеток, которые способны к оплодотворению, у одного и того же вида. Этот вывод зависит, прежде всего, от феномена размножения у пчел, при котором, на самом деле, одна и та же яйцеклетка может быть оплодотворена или развиваться партеногенетически, как у меня будет возможность описать более подробно позже.

Следовательно, когда мы видим, что яйцеклетки многих животных способны развиваться без оплодотворения, в то время как у других животных такое развитие невозможно, различие между двумя видами яйцеклеток должно основываться на чем-то большем, чем способ превращения ядра зародышевой клетки в ядро первого сегмента. Действительно, существуют факты, которые отчетливо указывают на вывод о том, что различие основано на количественных, а не качественных отношениях. Большое количество насекомых воспроизводится исключительно партеногенетическим методом, например, у чешуекрылых. Такое развитие происходит не во всех яйцах, отложенных неоплодотворенной самкой, а только частично, и обычно это небольшая часть целого, в то время как остальные погибают. Но среди последних есть такие, которые вступают в эмбриональное развитие, не будучи в состоянии завершить его, и стадия, на которой развитие может прекратиться, также различна. Также известно, что яйцеклетки высших животных могут проходить первые стадии сегментации, не будучи оплодотворенными. Лейкартом было показано, что это имеет место в яйце лягушки^[157], в яйце домашней птицы Oellacher^[158], и даже в яйце млекопитающих по Хенсен^[159].

Следовательно, в таких случаях отсутствует не импульс к развитию, а сила для его завершения. Мы знаем, что сила всегда связана с материей, и мне кажется, что такие примеры лучше всего объясняются предположением, что присутствует слишком малое количество этой формы материи, которая посредством своего управляющего фактора влияет на развитие эмбриона путем преобразования простого питательного материала. Это вещество является зародышевой плазмой ядра сегментации, и я предположил выше, что оно изменяется в ходе онтогенеза в результате изменений, происходящих изнутри, так что, когда клеточное тело получает достаточное питание, каждая последующая стадия обязательно вытекает из предыдущей. Я полагаю, что изменения возникают в строении нуклеоплазмы при каждом клеточном делении, происходящем во время формирования эмбриона, изменения, которые либо соответствуют, либо различаются в двух половинах каждого ядра. Если в настоящее время мы пренебрегаем ничтожным количеством неизменной зародышевой плазмы, которое резервируется для образования зародышевых клеток, то ясно, что таким образом образуется очень много различных стадий в развитии соматической нуклеоплазмы, которые могут быть обозначены как стадии 1, 2, 3, 4 и т.д., вплоть до *n*. На каждой из этих стадий клетки различаются все больше по мере развития и по мере увеличения числа, которым обозначается эта стадия. Так, например, две первые сферы сегментации будут представлять первую стадию соматической нуклеоплазмы, стадию, которая может рассматриваться как лишь слегка отличающаяся по своей молекулярной структуре от нуклеоплазмы ядра сегментации; четыре первые сферы сегментации будут представлять вторую стадию; последующие восемь сфер - третью, и так далее. Ясно, что на каждой последующей стадии молекулярная структура нуклеоплазмы должна еще больше отличаться от структуры зародышевой плазмы, и что в то же время клетки каждой последующей стадии также должны более широко расходиться между собой в молекулярной структуре своей нуклеоплазмы. На ранних стадиях развития каждая клетка должна обладать своей собственной специфической нуклеоплазмой, поскольку дальнейший

ход развития специфичен для каждой клетки. Только на более поздних стадиях образуются эквивалентные или почти эквивалентные клетки в большом количестве, клетки, в которых мы также должны предполагать существование эквивалентной нуклеоплазмы.

Если мы можем предположить, что определенное количество зародышевой плазмы должно содержаться в ядре сегментации, чтобы завершить весь процесс онтогенетической дифференцировки этого вещества; если мы можем далее предположить, что количество зародышевой плазмы в ядре сегментации варьируется в разных случаях; тогда мы должны быть в состоянии понять, почему одна яйцеклетка может развиваться только после оплодотворения, в то время как другая может начать свое развитие без оплодотворения, но не может завершить его, и почему третья вообще способна завершить свое развитие. Мы также должны понимать, почему одна яйцеклетка проходит только первые стадии сегментации и затем останавливается, в то время как другая достигает еще нескольких стадий развития, а третья развивается так далеко, что эмбрион почти полностью сформирован. Эти различия будут зависеть от того, в какой степени зародышевой плазмы, первоначально присутствовавшей в яйцеклетке, было достаточно для развития последней; развитие будет остановлено, как только нуклеоплазма больше не будет способна производить следующую стадию и, следовательно, не сможет приступить к следующему ядерному делению.

С общей точки зрения такая теория объяснила бы многие трудности и сделала бы возможным объяснение филетического происхождения партеногенеза и адекватное понимание странного и часто кажущегося внезапным и произвольным способа его возникновения. В моих работах *одафнидах* я уже особо подчеркивал предположение, что партеногенез у насекомых и ракообразных, безусловно, не может быть наследственным состоянием, но что он произошел от полового состояния. Каким другим способом мы можем объяснить тот факт, что партеногенез присутствует у определенных видов или родов, но отсутствует у других, тесно связанных с ними; или тот факт, что самцы полностью отсутствуют у видов, у которых самки обладают полным аппаратом для оплодотворения? Я не буду повторять все аргументы, с помощью которых я пытался поддержать этот вывод^[160]. Такой вывод почти наверняка может быть принят для *дафнид*, потому что партеногенез не происходит у их все еще живущих предков, филлоподов, и особенно у *Estheridae*. У *дафний* причина и объект филетического развития партеногенеза могут быть прослежены более четко, чем у любой другой группы животных. У *Daphnidae* мы можем принять вывод с большей уверенностью, чем у всех других групп, за исключением, возможно, *Aphidae*, что партеногенез чрезвычайно выгоден для видов в определенных условиях жизни; и что он был принят только тогда и настолько, насколько он был выгоден; и далее, что по крайней мере в этой группе партеногенез стал возможным и был принят у каждого вида, как только он стал полезным. Такой результат можно легко понять, если только наличие большего или меньшего количества зародышевой плазмы определяет, способна ли яйцеклетка развиваться без оплодотворения.

Если мы теперь рассмотрим основы этой гипотезы, мы обнаружим, что можем сразу принять одно из ее предположений, а именно. эти колебания происходят в количестве зародышевой плазмы в ядре сегментации; ибо никогда не может быть абсолютного равенства ни в одной отдельной части различных особей. Следовательно, как только эти колебания станут настолько велики, что начнется партеногенез, он может стать, благодаря действию естественного отбора, основным способом размножения вида или определенных поколений вида. Чтобы поставить эту теорию на прочную основу, мы должны просто решить, является ли количество

зародышевой плазмы, содержащейся в ядре сегментации, фактором, определяющим развитие; хотя в настоящее время будет достаточно, если мы сможем сделать эту точку зрения до некоторой степени вероятной и показать, что она не противоречит установленным фактам.

На первый взгляд кажется, что эта гипотеза сталкивается с серьезными трудностями. Будут возражать, что ни начало, ни конец эмбрионального развития не могут зависеть от количества нуклеоплазмы в сегментированном ядре, поскольку это количество может постоянно увеличиваться в процессе роста; ибо хорошо известно, что во время эмбрионального развития ядерное вещество увеличивается с поразительной быстротой. Приблизительным подсчетом я обнаружил^[161], что в яйцеклетке *цинипса* количество ядерного вещества, присутствовавшего в то время, когда бластодерма собиралась сформироваться, и когда было двадцать шесть ядер, даже тогда было в семь раз больше количества, которое содержалось в сегментированном ядре. Как же тогда мы можем представить, что эмбриональное развитие когда-либо будет остановлено из-за недостатка ядерного вещества, и если такой дефицит действительно действовал как останавливающая сила, как тогда вообще могло начаться развитие? Мы могли бы предположить, что когда зародышевая плазма присутствует в достаточном количестве, чтобы начать сегментацию, ее также должно быть достаточно для завершения развития; поскольку она растет непрерывно и, предположительно, всегда должна обладать мощностью, равной той, которой она обладала вначале, и которой было как раз достаточно, чтобы начать процесс сегментации. Если бы на каждой стадии онтогенеза количество нуклеоплазмы было достаточным для образования следующей стадии, мы вполне могли бы представить, что весь онтогенез обязательно был бы завершен.

Недостаток этого аргумента заключается в ошибочном предположении, что рост ядерного вещества при равном качестве ядра и условиях питания является неограниченным и неконтролируемым. Интенсивность роста должна зависеть от количества ядерного вещества, с которого начался рост, и от явлений сегментации. Должно быть оптимальное количество нуклеоплазмы, при котором рост ядра протекает наиболее благоприятно и быстро, и этот оптимум будет представлен нормальным размером сегментированного ядра. Такого размера как раз достаточно для того, чтобы в определенное время и при определенных внешних условиях произвести ядерное вещество, необходимое для построения эмбриона, и начать длинную серию клеточных делений. Когда сегментирующее ядро меньше, но достаточно велико, чтобы войти в него при сегментации, ядра двух первых эмбриональных клеток будут значительно меньше нормального размера, потому что рост сегментирующего ядра во время и после деления будет менее быстрым из-за его необычно малого размера. Последующие поколения ядер будут все больше и больше отклоняться от нормального размера на каждой соответствующей стадии, потому что они не переходят в стадию покоя во время эмбрионального развития, а снова делятся сразу после своего образования. Следовательно, ядерный рост становился бы менее энергичным по мере того, как ядра все больше и больше уменьшались бы ниже оптимального размера, и, наконец, наступил бы момент, когда они были бы неспособны делиться или, по крайней мере, были бы неспособны контролировать клеточное тело таким образом, чтобы привести к его делению.

Первым событием, имеющим значение для эмбрионального развития, является созревание яйцеклетки, то есть превращение ядра зародышевой клетки в ядерное веретено и удаление овогенетической нуклеоплазмы путем отделения полярных телец или каким-либо аналогичным процессом. Должна быть какая-то причина для такого разделения, и я уже пытался показать, что

она может заключаться в количественных соотношениях, которые возникают между двумя видами нуклеоплазмы, содержащейся в ядре яйцеклетки. Я предположил, что зародышевая плазма, поначалу небольшая по количеству, постепенно увеличивается, так что в конце концов она может противостоять овогенетической нуклеоплазме. Я не буду далее развивать это предположение, поскольку установленных фактов недостаточно для этой цели. Но явления, наблюдаемые при ядерном разделении, указывают на то, что существуют противостоящие силы, и что такое соперничество является движущей причиной разделения; и $Ry^{[162]}$ может быть прав, относя противодействие к электрическим силам. Как бы то ни было, совершенно очевидно, что развитие этой оппозиции основано на внутренних условиях, возникающих в процессе роста самого ядра. Количество ядерной нити само по себе не может определять, может или не может ядро вступить в процесс деления; если это так, то было бы невозможно, чтобы два деления следовали друг за другом в быстрой последовательности, как это фактически имеет место при разделении двух полярных тел, а также при их последующем разделении. Помимо количественного воздействия, важную роль в этих явлениях должны играть и внутренние условия ядра. Само по себе количество не обязательно приводит к делению ядра, иначе ядро яйцеклетки разделилось бы задолго до завершения созревания, поскольку оно содержит гораздо больше нуклеоплазмы, чем женское пронуклеус, который остается в яйцеклетке после удаления полярных телец и который в большинстве случаев неспособен к дальнейшему делению. Но тот факт, что сегментация начинается сразу после конъюгации мужского и женского пронуклеусов, также показывает, что количество является важным условием. Эффект оплодотворения был представлен как аналогичный эффекту искры, которая зажигает порох. В последнем случае происходит взрыв, в первом начинается сегментация. Даже сейчас многие авторитеты склонны относить полярное отталкивание, проявляющееся в ядерном разделении, которое непосредственно следует за оплодотворением, к антагонизму между мужским и женским элементами. Но, согласно важным открытиям Флемминга и ван Бенедена, полярное отталкивание в каждом ядерном делении основано не на антагонизме между мужской и женской петлями, а зависит от антагонизма и взаимного отталкивания между двумя половинами одной и той же петли. Петли отца и петли матери остаются вместе и разделяются на протяжении всего онтогенеза.

Чем можно объяснить тот факт, что деление ядра следует сразу после оплодотворения, но без оплодотворения в большинстве случаев этого не происходит? Существует только одно возможное объяснение, а именно. тот факт, что количество ядра внезапно удвоилось в результате конъюгации. Разница между мужским и женским пронуклеусами не может служить объяснением, хотя природа этой разницы совершенно неизвестна, потому что полярное отталкивание развивается не между мужской и женской половинами ядра, а внутри каждой мужской и каждой женской половин. Таким образом, мы вынуждены заключить, что увеличение количества ядра дает импульс к делению, поскольку предрасположенность к нему уже присутствует. Мне кажется, что этот взгляд не встречает никаких теоретических трудностей и что вполне допустимой гипотезой является предположение, что, помимо внутренних условий ядра, его количественное отношение к телу клетки должно приниматься в особый расчет. Можно себе представить или, возможно, даже вероятно, что ядро приступает к делению, как только его идиоплазма достигает определенной прочности, совершенно независимо от предположения, что для этого необходимы определенные внутренние условия. Как указывалось выше, такие условия могут присутствовать, но деление может не произойти, потому что не установлено правильное количественное соотношение между ядром и телом клетки или между

различными видами ядерной идиоплазмы. Я полагаю, что такой количественный дефицит существует в яйцеклетке, которая после изгнания овогенетической нуклеоплазмы из полярных телец требует оплодотворения, чтобы начать сегментацию. Тот факт, что полярные тела были выброшены, доказывает, что количество ядра было достаточным для того, чтобы вызвать деление, в то время как впоследствии его уже было недостаточно для получения такого результата.

Это предположение станет еще яснее на примере. У *Ascaris megalocephala* ядерное вещество женского пронуклеуса образует две петли, а мужское пронуклеус делает то же самое; следовательно, ядро сегментации содержит четыре петли, и это также относится к первым сферам сегментации. Если мы предположим, что в эмбриональном развитии для первого ядерного деления требуется такое количество ядерного вещества, которое необходимо для образования четырех петель, то из этого следует, что яйцеклетка, которая может образовать только две или три петли из своего ядерного ретикулума, не сможет развиваться партеногенетически и что даже первое деление не состоится. Если мы далее предположим, что, хотя для начала ядерного деления достаточно четырех петель, эти петли должны быть определенного размера и количества, чтобы завершить весь онтогенез (у определенного вида), то из этого следует, что яйца, обладающие сеточкой, в которой содержится едва ли достаточно ядерного вещества, чтобы разделиться на четыре сегмента, были бы способны произвести первое деление, а возможно, также второе и третье, или какое-то более позднее деление, но что в определенный момент онтогенеза ядерного вещества стало бы недостаточно, и развитие было бы остановлено. Это происходит с яйцеклетками, которые начинают развиваться без оплодотворения, но останавливаются до его завершения. Можно было бы сравнить это замедление, приводящее к окончательной остановке развития, с железнодорожным составом, который предназначен для встречи с рядом других поездов на различных перекрестках и который может двигаться только медленно из-за какого-то дефекта в двигателе. Он немного опоздает на первом перекрестке, но может просто сесть на поезд, а также может сесть на второй или даже третий; но на каждом последующем перекрестке он будет приходить позже и, в конце концов, опоздает на определенный поезд; и после этого он пропустит все поезда на оставшихся перекрестках. Ядерное вещество непрерывно растет в процессе развития, но скорость, с которой оно увеличивается, зависит от условий питания и его начального количества. Изменения в питании во время развития яйцеклетки зависят от количества клеточного тела, которое присутствовало в самом начале и которое не может быть увеличено. Если количество ядерного вещества вначале слишком мало, то на последующих стадиях оно будет становиться все более и более недостаточным, поскольку его рост становится менее интенсивным и больше отличается от стандарта, которого оно достигло бы, если бы первоначальное количество было нормальным. Следовательно, его количество будет постепенно все больше и больше отставать от нормального, подобно поезду, который прибывает все позже и позже на каждую последующую развязку, потому что его двигатель, хотя и работает под полным давлением пара, не в состоянии развить нормальную скорость.

Будет высказано возражение, что четыре петли не могут быть необходимы для ядерного деления у аскарид, поскольку такое деление происходит при формировании полярных телец, что приводит к появлению женского пронуклеуса только с двумя петлями. Но этот факт лишь показывает, что количество ядерного вещества, необходимое для образования четырех петель, не является необходимым для всех ядерных делений; это не опровергает предположения, что такое количество требуется для деления ядра сегментации. В дополнение к этим соображениям

мы не должны полностью сбрасывать со счетов субстанцию клеточного тела, поскольку, хотя она и не является носителем тенденций наследственности, она должна быть необходимой для каждого изменения, претерпеваемого ядром, и она, несомненно, также обладает способностью влиять на изменения в значительной степени. Должна быть какая-то причина тому факту, что во всех яйцах животных, с которыми мы знакомы, ядро перемещается на поверхность яйца во время созревания и там проходит свою хорошо известную трансформацию. Очевидно, что там оно подвергается влияниям, отличным от тех, которые действовали бы на него в центре клеточного тела, и ясно, что такое неравномерное клеточное деление, какое имеет место при разделении полярных тел, не могло бы произойти, если бы ядро оставалось в центре яйцеклетки.

Это объяснение необходимости оплодотворения не исключает возможности того, что при определенных обстоятельствах вещество ядра яйцеклетки может быть больше, так что оно способно образовывать четыре петли. Яйцеклетки, которые, таким образом, обладают достаточным количеством нуклеоплазмы, а именно. зародышевая плазма для образования необходимых четырех петель нормального размера (а именно того размера, который был бы получен при оплодотворении) может и должна развиваться партеногенетическим методом.

Конечно, предположение о том, что должно быть сформировано четыре петли, было сделано только ради иллюстрации. Мы пока не знаем, всегда ли в ядре сегментации ровно четыре цикла^[163]. Я могу добавить, что, хотя детали, которыми иллюстрируются эти соображения, основаны на произвольных допущениях, фундаментальная точка зрения, согласно которой развитие яйцеклетки зависит, при прочих равных условиях, от количества ядерного вещества, безусловно, верна и следует как необходимый вывод из установленных фактов. Не исключено, что такая точка зрения может получить прямое подтверждение в результатах будущих исследований. Такое доказательство могло бы быть получено, например, если бы мы установили у того же вида количество петель, присутствующих в ядре сегментации при оплодотворении, по сравнению с петлями, присутствующими в ядре сегментации при партеногенезе.

Процесс размножения у пчел, возможно, будет использован в качестве аргумента против моей теории. У этих насекомых одна и та же яйцеклетка разовьется в женскую или мужскую особь, в зависимости от того, произошло или не произошло оплодотворение соответственно. Следовательно, одна и та же яйцеклетка способна к оплодотворению, а также к партеногенетическому развитию, если в нее не попадает сперматозоид. Во власти пчелиной матки произвести на свет особей мужского или женского пола: волевым актом она решает, будет ли отложенное ею яйцо оплодотворенным или неоплодотворенным. Она "знает" заранее^[164], разовьется ли из яйцеклетки самец или самка животного, и откладывает последний вид в клетки маток и рабочих, первый - в клетки трутней. Открытия Лейкарта и фон Зибольда показали, что все яйцеклетки способны развиться в особей мужского пола и что они превращаются в 'женские яйцеклетки' только в результате оплодотворения. Этот факт, по-видимому, несовместим с моей теорией относительно причины партеногенеза, поскольку, если одна и та же яйцеклетка, обладающая точно таким же содержимым и, прежде всего, одним и тем же сегментированным ядром, может развиваться половым путем или партеногенетически, то, по-видимому, сила партеногенетического развития должна зависеть от какого-то другого фактора, кроме количества зародышевой плазмы.

Хотя кажется, что это так, я полагаю, что моя теория не сталкивается с реальными трудностями. Я нисколько не сомневаюсь, что одна и та же яйцеклетка может развиваться как с оплодотворением, так и без него. На основе тщательного изучения многочисленных превосходных исследований по этому вопросу, которые были особенно поразительным образом проведены Бессельсом^[165] (в дополнение к наблюдателям, цитированным выше), я пришел к выводу, что факт абсолютно достоверен. Следует откровенно признать, что из *одной и той же* яйцеклетки вырастет трутень, если ее не оплодотворить, или рабочая особь или матка, если ее оплодотворить. Одного из экспериментов Бессельса достаточно, чтобы доказать это утверждение. Он подрезал крылья молодой королеве и таким образом лишил ее возможности совершить 'брачный полет'. Затем он заметил, что все яйца, которые она отложила, развились в особей мужского пола. Этот эксперимент был проведен для того, чтобы доказать, что трутни образуются из неоплодотворенных яиц; но он также доказывает, что упомянутое выше утверждение верно, поскольку яйца, которые созревают первыми и, следовательно, откладываются первыми, были бы оплодотворены, если бы матка была оплодотворена. Предположение, что в определенное время матка производит яйца, требующие оплодотворения, в то время как в другое время ее яйца развиваются партеногенетически, совершенно исключается этим экспериментом; ибо из него следует, что все яйца должны быть совершенно одного вида и что нет никакой разницы между яйцами, требующими оплодотворения, и теми, которые этого не делают.

Но следует ли из этого, что количество зародышевой плазмы в ядре сегментации не является фактором, определяющим начало эмбрионального развития? Я думаю, что нет. Можно очень хорошо представить, что ядро яйцеклетки, вытеснив овогенетическую нуклеоплазму, может увеличиться до размера, необходимого для сегментации ядра, одним из двух способов: либо путем конъюгации с ядром сперматозоида, либо простым увеличением своего размера вдвое. В этом последнем предположении нет ничего невероятного, и можно даже задаться вопросом, почему такой рост происходит не во всех неоплодотворенных яйцеклетках. Истинный ответ на этот вопрос должен заключаться в том, что природа обычно придерживается полового метода размножения и что единственный способ, которым можно было предотвратить общее возникновение партеногенеза, - это производство яйцеклеток, которые оставались стерильными, если их не оплодотворять. Это было вызвано потерей способности к росту со стороны ядра яйцеклетки после того, как оно изгнало овогенетическую нуклеоплазму.

Случай с пчелой очень убедительно доказывает, что разница между яйцами, требующими оплодотворения, и теми, которые этого не делают, проявляется только после созревания яйцеклетки и удаления овогенетической нуклеоплазмы. Увеличение количества зародышевой плазмы не могло произойти в какой-либо более ранний период, иначе ядро яйцеклетки всегда начинало бы эмбриональное развитие само по себе, и яйцеклетка, вероятно, была бы неспособна к оплодотворению. Ибо связь между ядром яйцеклетки и ядром сперматозоида, очевидно, основана на том факте, что каждое из них само по себе недостаточно и требует завершения. Если бы такое завершение произошло на ранней стадии, ядро яйцеклетки либо перестало бы оказывать какое-либо притягивающее воздействие на ядро сперматозоида, либо произошла бы конъюгация, как в интересных экспериментах Фолла по оплодотворению многими сперматозоидами; и, как в этих экспериментах, результатом стало бы неправильное развитие эмбриона. Вдафнидах Я полагаю, что я показал^[166], что летние яйца не только развиваются партеногенетически, но и никогда не оплодотворяются; и объяснение этой

неспособности к оплодотворению, возможно, можно найти в том факте, что их сегментирующее ядро уже сформировано.

Таким образом, мы можем заключить, что у пчел ядро яйцеклетки, образующееся в процессе созревания, может либо конъюгироваться с ядром сперматозоида, либо, если ни один сперматозоид не достигает яйцеклетки, может под воздействием внутренних причин увеличиться вдвое, достигнув размеров сегментированного ядра. Для нашей настоящей цели мы можем не принимать во внимание тот факт, что в последнем случае произведенная особь является мужчиной, а в первом случае - женщиной.

Ясно, что такое увеличение зародышевой плазмы должно зависеть, в определенной степени, от питания ядра и, следовательно, косвенно от тела яйцеклетки; но увеличение должно главным образом зависеть от внутренних ядерных условий, а именно. от способности к росту. Далее, мы должны предположить, что последнее условие играет главную роль в процессе, поскольку повсюду в органическом мире предел роста зависит от внутренних условий растущего организма и может быть изменен лишь в небольшой степени различиями в питании. Следовательно, филетическое приобретение способности к партеногенетическому развитию должно зависеть от изменения способности к росту, которой обладает ядро яйцеклетки.

Эта теория партеногенеза наиболее близко соответствует взглядам Страсбургера на этот предмет, поскольку он также объясняет отсутствие партеногенетического развития недостаточным количеством нуклеоплазмы, остающейся в яйцеклетке после удаления полярных телец. Первая теория отличается, однако, тем, что предполагается, что возникновение партеногенеза происходит только из-заувеличения этой нуклеоплазмы до нормального размера сегментированного ядра. Страсбургер предполагает, что 'особо благоприятные условия питания противодействуют дефициту ядерной идиоплазмы', в то время как мне кажется, что питание должно рассматриваться лишь как имеющее второстепенное значение. Таким образом, у пчел, как указывалось выше, одна и та же яйцеклетка может развиваться партеногенетически или после оплодотворения, причем в обоих случаях ядро подвергается одинаковым условиям питания. Страсбургер^[167] считает, что партеногенез может быть истолкован одним из трех возможных объяснений. Во-первых, он предполагает, что особенно благоприятное питание может привести к завершению формирования ядерной идиоплазмы. Но если сделать это предположение, мы должны спросить, почему часть идиоплазмы должна быть предварительно удалена, когда сразу после этого становится необходимым присутствие равного количества. Такая точка зрения может быть объяснена только сделанным выше предположением о том, что изгнанная нуклеоплазма имеет строение, отличное от того, которым обладает нуклеоплазма, которая образуется впоследствии. Это правда, что мы еще не знаем наверняка, выделяется ли полярное тельце в яйцах, в которых происходит партеногенез, но мы точно знаем, что яйцо пчелы проходит через те же стадии созревания, независимо от того, будет оно оплодотворено или нет. Я с трудом могу согласиться со вторым предположением Страсбургера, "что при некоторых благоприятных условиях питания половины [или, возможно, лучше, четверти] идиоплазмы ядра яйцеклетки достаточно для запуска процессов развития в цитоидиоплазме". Наконец, его третье предположение, "что цитоидиоплазма, питаемая окружающей средой и, таким образом, увеличивающаяся в количестве, заставляет ядро яйцеклетки приступить к делению", предполагает, что клеточное тело дает импульс для ядерного деления, предположение, которое до настоящего времени остается по меньшей мере недоказанным. Установленные факты, как мне кажется, скорее

указывают на то, что клеточное тело служит лишь средой для питания ядра, и недавно упомянутые наблюдения Фоля, которые Страсбургер специально цитировал в поддержку своих теорий, как мне кажется, скорее подтверждают мои выводы. Если нештатные ядра сперматозоида проникают в яйцеклетку, они могут под питательным влиянием клеточного тела стать центрами притяжения и могут сделать первый шаг к ядерному и клеточному делению, образуя амфиастры. Такие ядра не могут контролировать все клеточное тело и заставлять его делиться, но каждое из них, выросшее до определенного размера за счет клеточного тела, дает о себе знать в определенной области. Страсбургер совершенно прав, рассматривая этот процесс как 'частичный партеногенез'. Такой частичный партеногенез предположительно происходит во всех ядрах яйцеклеток, но последние не могут достичь полного партеногенеза, когда, как в нештатных ядрах сперматозоидов *Fol*, их способности к ассимиляции недостаточны, чтобы позволить им достичь требуемого размера. Как уже говорилось, тело клетки не заставляет ядро делиться, *анаоборот*. Более того, было бы совершенно ошибочно предполагать, что партеногенетические яйцеклетки должны содержать большее количество питательного материала, чтобы способствовать росту ядра. Партеногенетические яйца некоторых *дафний* (*Bythotrephes*, *Polyphemus*) намного меньше, чем зимние яйца, которые требуют оплодотворения у того же вида. Также ошибкой Страсбургера является вывод о том, что "с уверенностью установлено, что благоприятные условия питания вызывают партеногенетическое развитие *удафний*, в то время как неблагоприятные условия вызывают образование яиц, требующих оплодотворения". Это правда, что Карл Дюсинг^[168] в своей известной работе "Происхождение пола" самым остроумным образом попытался доказать на основании моих наблюдений и экспериментов по размножению *дафний*, "что зимние или летние яйца образуются в зависимости от питательных условий яичника". Я, однако, не верю, что он преуспел в этой попытке, и, во всяком случае, совершенно ясно, что обоснованность таких выводов не установлена полностью. Я наблюдал, что созревающие яйцеклетки распадаются в яичниках и всасываются у тех *дафний* (*сиды*), которые голодают, потому что в неволе невозможно обеспечить достаточное количество пищи. Следовательно, такие животные живут, так сказать, за счет своего потомства; но было бы совершенно ошибочно заключать с Дюсингом из сходства, которое имеют такие исчезающие яйцеклеточные фолликулы с группами зародышевых клеток, которые обычно распадаются при образовании зимних яиц, что при меньшей степени истощения образовались бы зимние яйца. Далее Дюсинг цитирует мое случайное замечание о том, что образование отложенных яиц *удафний* было особенно частым явлением в аквариумах, "которыми некоторое время пренебрегали и в которых, как было обнаружено, произошло значительное увеличение числа особей". Он совершенно неправ, заключая, что в этих заброшенных аквариумах была какая-либо нехватка пищи; и если бы я предвидел, что такие выводы будут сделаны, я мог бы легко защититься от них, добавив, что в этих самых аквариумах процветал безмятежный рост различных водорослей, так что недостатка в питательных веществах не могло быть, а, наоборот, было большое изобилие. Я могу добавить, что с тех пор я провел несколько экспериментов, непосредственно касающихся этого вопроса, подводя девственных самок как можно ближе к грани голодной смерти, но ни в коем случае они не переходили к половому размножению^[169].

Автор, должно быть, был в некоторой степени введен в заблуждение предвзятыми идеями, если он не в состоянии увидеть, что способ образования яйцеклеток двух видов, соответственно, прямо исключает возможность возникновения половых яйцеклеток в результате недостаточного или скудного питания. Покоящиеся яйца, требующие оплодотворения, всегда

крупнее и требуют для своего формирования гораздо больше питательного материала, чем партеногенетические летние яйца. У *Мойны*, например, для образования покоящегося яйца необходимо сорок крупных пищевых клеток, в то время как для летнего яйца требуется всего три. Дюсинг знает об этих фактах и цитирует их. Как образование покоящихся яиц может зависеть от последствий неправильного питания, когда пища наиболее обильна в самый момент их образования? У всех тех видов, которые обитают в озерах, половое размножение происходит ближе к осени, и в таких случаях покоящиеся яйца являются настоящими зимними - яйцами, предназначенными для сохранения вида в течение зимы. Но ни в одно время года пища *дафнид* не бывает такой обильной, как в сентябре и октябре, а часто даже до конца ноября (в Южной Германии). В это время года вода наполнена чешуйками животных и растительных веществ в состоянии частичного разложения, что обеспечивает обильную пищу для многих видов. Здесь также обитает большое количество видов ракообразных, радиолярий и инфузорий; и, таким образом, такие дафнии, как *Polyphemidae*, также хорошо обеспечены. Следовательно, дефицита в снабжении продовольствием нет. Любопытно, кто пользовался тонкой сетью в наших пресных водах в это время года, должен был сначала быть поражен огромным изобилием низших форм животной жизни; и он, должно быть, был бы поражен гораздо больше, если бы смог сравнить такие результаты со скудным населением тех же местностей весной. Но именно весной и летом эти самые *дафниды* размножаются партеногенетическим путем. Я далек от мысли, что мои эксперименты с *дафнидами* являются исчерпывающими и окончательными, и я заявил об этом в своих опубликованных работах по этому вопросу; но мне кажется, что я установил тот факт, что прямые воздействия, будь то пища или температура, действующие на отдельных особей, не определяют вид яиц, которые должны быть произведены; но что такое решающее влияние следует искать в косвенных условиях жизни, и особенно в средней частоте повторения неблагоприятных обстоятельств, которые убивают сразу целые колонии, таких как зимние холода или высыхание почвы. из небольших прудов летом. Мне нет необходимости подробно оспаривать Дюсинга, поскольку я уже проходил этот курс по делу Герберта Спенсера^[170], который также выдвинул гипотезу о том, что недостаточное питание вызывает половое размножение.

Одно из моих наблюдений, по-видимому, действительно подтверждает такую точку зрения, но только тогда, когда оно рассматривается как единичный пример. Я имею в виду поведение рода *Moina*. Самки этого рода, которые содержат половые яйца в своих яичниках и которые продолжали бы производить такие яйца, если бы присутствовали самцы, входят в организм в отсутствие последних после образования партеногенетических летних яиц, то есть если половые яйца не все были экструдированы, а были повторно поглощены в яичнике. Действительно, на первый взгляд, такой результат, по-видимому, указывает на то, что увеличение количества питательных веществ, вызванное расщеплением крупной зимней яйцеклетки в яичнике, определяет образование партеногенетических яйцеклеток. Этот очевидный вывод, по-видимому, дополнительно подтверждается следующим фактом. Переход от полового размножения к партеногенетическому происходит только у одного вида *мойны* (*M. rectirostris*), но у этого вида это происходит всегда и без исключений, в то время как у другого вида, который я исследовал (*M. paradoxa*), зимние яйца, однажды сформированные, откладываются всегда, и такие самки никогда не могут произвести летние яйца. Но, несмотря на этот факт, Дюсинг ошибается, когда объясняет непрерывное образование половых яйцеклеток у последнего вида отсутствием какого-либо значительного увеличения количества пищи, такого, которое последовало бы, если бы яйцеклетка распалась в яичнике. У многих других *дафнид*,

которые попали в поле моего зрения, самки часто снова приступают к формированию партеногенетических летних яиц после того, как в одном или нескольких случаях отложили оплодотворенные покоящиеся яйца. Это имеет место, например, у всех известных мне видов *дафний*, и такой факт сразу доказывает, что ненормальное увеличение количества питательных веществ, вызванное поглощением зимних яиц, не может быть причиной последующего партеногенеза. Это также подтверждает доказательство того, что высокий или низкий уровень питательности всего животного не может иметь ничего общего с видом производимых яиц, поскольку в приведенном выше примере питание оставалось неизменным на протяжении всего периода или, во всяком случае, не было увеличено. Ошибочно всегда искать объяснение способа образования яиц в прямом действии внешних причин. Конечно, должны быть прямые причины, определяющие, что один зародыш превратится в зимнюю яйцеклетку, а другой - в летнюю; но такие причины лежат не вне организма животного и не имеют ничего общего с питательными условиями яичника: их следует искать в тех условиях, которые мы в настоящее время не в состоянии проанализировать далее и которые мы тем временем должны называть специфическим строением вида. У молодых самцов *Daphnidae* семенники имеют точно такой же внешний вид, что и яичники молодых самок^[171], но первые, тем не менее, будут производить сперматозоиды, а не яйцеклетки. В таких случаях пол молодой особи всегда можно определить по форме первой антенны и первого грудного придатка, оба из которых у самца всегда когтистые. Но кто может указать на прямые причины, которые определяют, что в этом случае половые клетки станут сперматозоидами, а не яйцеклетками? Зависит ли определяющая причина от условий питания? Или, опять же, у самок может ли состояние питания определять, что третья из группы из четырех зародышевых клеток превратится в яйцеклетку, а остальные распадутся и послужат ей пищей?

Я думаю, ясно, что это очевидные примеры общего вывода о том, что прямые причины, определяющие направление развития в каждом конкретном случае, следует искать не во внешних условиях, а в строении соответствующих органов.

Мы приходим к аналогичному выводу, когда рассматриваем качество производимых яиц. Строение одного вида *Moina* содержит причину, которая определяет, что каждая особь будет производить только зимние яйца или только летние; в то время как у другого вида переход от образования половых яиц к образованию летних яиц может иметь место, но только тогда, когда зимнее яйцо остается неоплодотворенным. Последний случай, как мне представляется, представляет собой особую адаптацию у этого и других видов к дефициту самцов, который часто имеет место. Во всяком случае, очевидно, что преимуществом является то, что неоплодотворенная половая яйцеклетка не будет потеряна для организма. Повторное поглощение зимних яиц - это механизм, который, не являясь причиной, благоприятствует производству летних яиц.

Этот вопрос ни в коем случае не является простым, о чем свидетельствует поведение небольшой группы *дафнид*. Таким образом, у некоторых видов зимние яйца откладываются чисто половыми самками, которые никогда не вступают в партеногенез; у других половые самки могут избрать последний путь, но только в отсутствие самцов; у других, опять же, они регулярно вступают в партеногенез. В своей работе *одафнидах* я попытался показать, что их поведение в этом отношении связано с различными внешними условиями, в которых обитают разные виды; а также что конечное наступление полового периода и, наконец, вся циклическая смена

полового и партеногенетического размножения зависят от адаптации к определенным внешним условиям жизни.

С помощью моей гипотезы о том, что ядро яйцеклетки состоит из овогенетической нуклеоплазмы и зародышевой плазмы, я могу теперь попытаться дать приблизительное объяснение природы и происхождения прямых причин, которые определяют производство в одно время партеногенетических летних яиц, а в другое время зимних яиц, требующих оплодотворения. Но в такое объяснение я также хотел бы включить рассмотрение причин, определяющих образование питательных клеток яйцеклетки и сперматозоидов, на которые я ссылался выше.

Я полагаю, что прямая причина, определяющая, почему внешне идентичные клетки молодого семенника и яичника *удафний* развиваются в таких разных направлениях, заключается в том факте, что их ядра обладают разной гистогенетической нуклеоплазмой, в то время как, если пренебречь индивидуальными различиями, зародышевая плазма остается точно такой же. В сперматозоидах гистогенетическая нуклеоплазма является спермогенетической, в яйцеклетках - овогенетической. С этим следует согласиться, если верна наша фундаментальная точка зрения, что специфическая природа тела клетки определяется природой ее ядра.

Аналогично, зародышевые клетки самок *дафний*, которые поначалу не проявляют ни малейших различий, на самом деле должны отличаться тем, что их ядра должны содержать разные виды нуклеоплазмы, присутствующие в разных пропорциях. Зародышевые клетки, которые должны производить мелкозернистый кирпично-красный зимний желток (*Moina rectirostris*), должны обладать овогенетической нуклеоплазмой, молекулярная структура которой несколько отличается от тех зародышевых клеток, которые должны образовывать только несколько больших синих жировых шариков, как у летних яиц того же вида. Далее, вероятно, что между зародышевой плазмой и овогенетической нуклеоплазмой в этих двух типах зародышевых клеток возникают различные пропорции; и было бы очень простым объяснением той неясной роли, которую играют пищевые клетки, если бы мы предположили, что они вообще не содержат никакой зародышевой плазмы и по этой причине не вступают в эмбриональное развитие, а останавливаются после роста до определенного размера. Такое объяснение, однако, само по себе не показало бы, почему впоследствии они подвергаются постепенному растворению в окружающих жидкостях. Но поскольку мы знаем, что яйцеклетки также начинают подвергаться растворению, как только родительская дафнида получает плохое питание, мы вряд ли можем удержаться от того, чтобы также не отнести растворение пищевых клеток к недостаточному питанию, происходящему, как только яйцеклетка после достижения определенного размера проявляет превосходящую способность к ассимиляции. Но до сих пор мы никак не могли понять, почему третья из группы зародышевых клеток всегда приобретает эту превосходящую силу и становится яйцеклеткой. Если бы можно было показать, что его положение более благоприятно с точки зрения питания, мы могли бы понять, почему он опережает три другие по развитию и, таким образом, препятствует их дальнейшему росту. Но нельзя показать, что ничего подобного не происходит с какой-либо степенью вероятности, как я уже упоминал ранее в своих работах по этому вопросу. В то время, не имея лучшего объяснения, я принял рассматриваемую точку зрения, хотя и лишь в качестве предварительной интерпретации. Для меня было невозможно искать в веществе этих четырех, по-видимому, идентичных клеток причину их различного развития; но теперь я вправе выдвинуть предположение, что во время деления примитивной зародышевой клетки на две, а затем на четыре зародышевые клетки происходит

неравномерное деление нуклеоплазм, поскольку одна из четырех клеток получает зародышевую плазму наряду с овогенетической нуклеоплазмой, в то время как остальные три получают только последнюю. Точно так же понятен и тот факт, что вторая клетка группы может иногда превращаться в яйцеклетку, хотя этот факт оставался совершенно необъяснимым в моей прежней интерпретации. Тот факт, что настоящие яйцеклетки или даже весь яичник со всеми его зародышевыми клетками могут распадаться и поглощаться, когда животное морили голодом в течение определенного периода времени, мне кажется, не является возражением против нашей нынешней точки зрения, не больше, чем тот факт, что инфузория может умереть от голода, был бы возражением против предположения о бессмертии одноклеточных организмов. Рост организма задерживается не только его конституцией, но и абсолютной нехваткой пищи; но было бы очень глупо объяснять различия в размерах различных видов животных результатами различных условий питания, которым они подвергались. Точно так же, как воробей, каким бы хорошо он ни был упитанным, никогда не сможет достичь размера или формы орла, так и зародышевая клетка, которой суждено стать летним яйцом, никогда не сможет достичь размера, формы или цвета зимнего яйца. Именно внутренними конституциональными причинами определяется ход развития в обоих этих случаях; и в последнем случае причиной едва ли может быть что-то большее, чем различное строение нуклеоплазм.

Все эти соображения основаны на предположении, что ядро яйцеклетки содержит два вида идиоплазмы, а именно. зародышевую плазму и овогенетическую нуклеоплазму. До сих пор я не привел никаких прямых доказательств в пользу этого предположения, но я полагаю, что такие доказательства могут быть получены.

Хорошо известно, что существуют определенные яйцеклетки, в которых полярные тельца выводятся только после входа сперматозоидов. Брукс^[172] уже использовал этот факт в качестве доказательства против теории Майно и Бальфура; поскольку он совершенно справедливо заключает, что если полярные тела действительно обладают значением мужских клеток, мы не можем понять, почему такие яйцеклетки неспособны развиваться без оплодотворения, когда они все еще обладают мужской половиной ядра, необходимой для развития. Но такие яйца (например, устричные) не развиваются, а всегда погибают, если остаются неоплодотворенными.

Этот аргумент может быть опровергнут только новой гипотезой, построение которой я должен оставить защитникам вышеупомянутой теории. Но мне кажется, что данное наблюдение в то же время дает доказательство сосуществования двух различных нуклеоплазм в ядре яйцеклетки. Если бы нуклеоплазма полярных телец также была зародышевой плазмой, мы не смогли бы понять, почему такие яйцеклетки неспособны к партеногенетическому развитию, поскольку в неоплодотворенной яйцеклетке содержится по крайней мере столько же зародышевой плазмы, сколько было бы после оплодотворения.

Единственное возражение, которое может быть выдвинуто против этого вывода, основано на предположении, что нуклеоплазма сперматозоида качественно отличается от нуклеоплазмы яйцеклетки. Я уже касался этой точки зрения, но мне хотелось бы вернуться к ней еще раз, более подробно. Несколько лет назад я высказал мнение^[173], что физиологические значения сперматозоида и яйцеклетки должны быть идентичны; что они находятся в соотношении 1: 1. Но Валаоритис^[174] выдвинул возражение, что если мы рассматриваем функцию клетки как меру ее

физиологической ценности, то необходимо указать на соответствующие функции яйцеклетки и сперматозоида только для того, чтобы показать, что их физиологические ценности должны быть разными. 'Только яйцеклетка, более или менее полностью проходя филетические стадии материнской самки, развивается в подобный организм; и хотя в большинстве случаев требуется присутствие сперматозоида, чтобы сделать возможным такой результат, случаи партеногенеза, тем не менее, доказывают, что яйцеклетка может обойтись без этого стимула'. Это возражение казалось полностью оправданным до тех пор, пока на оплодотворение смотрели как на "оживление зародыша", и до тех пор, пока сперматозоид рассматривался просто как "искра, которая зажигает порох", и далее, до тех пор, пока считалось, что зародышевая субстанция содержится в теле клетки. Но теперь мы вряд ли можем придавать телу яйцеклетки большее значение, чем общая питательная почва двух ядер, которые конъюгируют при оплодотворении. Но эти два ядра 'не различаются по природе', как говорит Страсбургер и как я полностью верю. Они не могут различаться по виду, поскольку оба состоят из зародышевой плазмы, принадлежащей одному и тому же виду животных или растений; и между ними не может быть более глубокого контраста, который соответствовал бы различиям между половозрелыми особями. В силу своей сущностной природы они не могут проявлять какого-либо особого притяжения друг к другу, и когда мы видим, что сперматозоид и яйцеклетка, тем не менее, притягивают друг друга, как было показано как у растений, так и у животных, такое свойство, должно быть, было приобретено вторично и не имеет иного значения, кроме как способствовать объединению половых клеток - устройству, которое можно сравнить с вибрирующим жгутиком сперматозоида или микропилем яйцеклетки, но которое не является фундаментальным и не основано на молекулярной структуре зародышевой плазмы. У низших растений Пфеффер доказал, что определенные химические стимулы исходят из яйцеклетки и привлекают сперматозоид; и, согласно Страсбургеру, *synergidae* в верхней части зародышевого мешка фанерогам выделяют вещество, которое способно направлять рост пыльцевой трубки к яйцеклетке. У животных пока известно только то, что сперматозоиды и яйцеклетки действительно притягивают друг друга, так что первые находят вторую и прокладывают себе путь через ее мембраны. Также было показано, что вещество яйцеклеточного тела движется к проникающему сперматозоиду ("*конусы экссудации*" у *Asteridae*: Fol); и что иногда оно совершает конвульсивные движения (*Петромизон*). Следовательно, здесь должна существовать взаимная стимуляция и притяжение; и, возможно, мы также должны предположить, что существует притяжение между двумя сопряженными ядрами, поскольку мы не можем легко понять, как одна только цитоплазма может направлять одно к другому, как предполагает Страсбургер. Согласно гипотезе Страсбургера, мы должны предположить, что часть специфической цитоплазмы сперматозоида продолжает окружать ядро после того, как оно проникло в тело яйцеклетки. Но как бы то ни было, предполагаемое притяжение между конъюгирующими ядрами, конечно, не может зависеть от молекулярной структуры их зародышевой плазмы, которая одинакова у обоих, но это должно быть связано с каким-то дополнительным обстоятельством. Если бы было возможно ввести женское пронуклеус яйцеклетки в другую яйцеклетку того же вида сразу после трансформации ядра последнего в женское пронуклеус, то весьма вероятно, что два ядра конъюгировали бы точно так же, как если бы проникло ядро оплодотворяющего сперматозоида. Если бы это было так, было бы представлено прямое доказательство того, что ядро яйцеклетки и ядро сперматозоида идентичны. К сожалению, практические трудности настолько велики, что вряд ли возможно когда-либо провести эксперимент; но такой недостаток экспериментальных доказательств частично компенсируется фактом, установленным Бертольдом, что у некоторых водорослей

(*Ectocarpus* и *Scytosiphon*) наблюдается не только женский, но и мужской партеногенез; поскольку он показывает, что у этих видов мужские зародышевые клетки иногда могут развиваться в растения, которые, однако, очень слабо^[175]. Более того, процесс конъюгации можно рассматривать как доказательство того, что эта точка зрения о второстепенном значении половой дифференциации является истинной. В настоящее время вряд ли могут быть какие-либо колебания в принятии точки зрения, что конъюгация - это половое размножение одноклеточных организмов. В них две конъюгирующие клетки почти всегда идентичны по внешнему виду, и нет никаких доказательств в пользу предположения, что они также не идентичны по молекулярной структуре, по крайней мере, в той мере, в какой одна особь одного и того же вида может быть идентична другой. Но есть также формы, у которых конъюгирующие клетки отчетливо дифференцированы на мужские и женские, и они связаны с первыми постепенным переходом: так, у *Pandorina*, рода *Volvocineae*, мы не в состоянии различить какие-либо различия между конъюгирующими клетками, в то время как крупные яйцеклетки и мельчайшие сперматозоиды существуют у близкородственных *Volvox*. Если мы должны предположить, что конъюгация двух совершенно идентичных инфузорий имеет тот же физиологический эффект, что и объединение двух половых клеток у высших животных и растений, мы не можем избежать вывода, что процесс по существу везде одинаков: и что, следовательно, различия, которые, возможно, уже указаны у *Pandorina* и очень отчетливы у *Volvox* и у всех высших организмов, не имеют ничего общего с природой процесса, а имеют совершенно второстепенное значение. Если мы далее примем во внимание чрезвычайно различное строение двух видов половых клеток по размеру, внешнему виду, мембранам, подвижности и, наконец, по количеству, то не останется сомнений в том, что эти различия являются лишь приспособлениями, обеспечивающими встречу двух видов спаривающихся клеток: что у каждого вида они являются приспособлениями к особым условиям, при которых происходит оплодотворение.

ПРИМЕЧАНИЕ.

Для правильного понимания взглядов, выдвинутых в настоящем эссе, имеет большое значение установить, выделяется ли полярное тельце из яйцеклеток, которые развиваются партеногенетически, или нет. Поэтому я хочу кратко заявить, что недавно мне удалось доказать образование летом полярного тела с отчетливо клеточной структурой - яйца *дафнид*. Я предлагаю опубликовать более подробный отчет в одной из будущих статей.

А. В.

22 Июня 1885 года.

Примечания к эссе IV.

94. Häckel, 'Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen etc.,' Berlin, 1876.

95. Дарвин, 'Изменчивость животных и растений при одомашнивании', том ii. 1875, глава. xxvii. стр. 344-399.

96. His, 'Unsre Körperform etc.,' Leipzig, 1875.

97. Брукс, "Закон наследственности", Балтимор, 1883.

98. Эксперименты Гальтона по переливанию крови кроликам тем временем действительно доказали, что геммул Дарвина не существует. Рот действительно утверждает, что Дарвин никогда не утверждал, что его геммулы используют кровообращение в качестве среды, но, хотя, с одной стороны, нельзя показать, почему они не могут воспользоваться благоприятными возможностями, предоставляемыми такой средой, поскольку, как говорят, они постоянно циркулируют по организму; поэтому, с другой стороны, мы не можем понять, как геммулы могли ухитриться избежать кровообращения. Дарвин поступил очень мудро, избегая какого-либо объяснения точного пути, по которому циркулируют его геммулы. Он предложил свою гипотезу как формальное, а не реальное объяснение.

Профессор Мелдола указывает мне, что Дарвин не признавал, что эксперименты Гальтона опровергли пангенезис ("Природа", 27 апреля 1871 г., стр. 502), и Гальтон также признал это в следующем номере "Природы" (4 мая 1871 г., стр. 5).—A. W. 1889.

99. Weismann, 'Ueber die Vererbung.' Йена, 1883; переведено в настоящем томе как второе эссе "О наследственности".

100. E. Roth, 'Die Thatsachen der Vererbung.' 2. Aufl., Berlin, 1885, p. 14.

101. Jäger, 'Lehrbuch der allgemeinen Zoologie,' Bd. II. Leipzig, 1878.

102. M. Nussbaum, 'Die Differenzirung des Geschlechts im Thierreich,' Arch. f. Mikrosk. Anat., Bd. XVIII. 1880.

103. Впоследствии я узнал, что профессор Раубер из Дерпта также высказывал аналогичные взгляды в 1880 году; а профессор Хердман из Ливерпуля сообщил мне, что мистер Фрэнсис Гальтон выдвинул в 1876 году теорию наследственности, фундаментальная идея которой в некотором роде приближается к идее непрерывности зародышевой плазмы ("Журнал антропологического института", т. v; Лондон, 1876).—A. W., 1888.

[Менее полная теория была выдвинута Гальтоном ранее, в 1872 году (см. Протокол. Roy. Soc. № 136, стр. 394). В этой работе он выдвинул идею о том, что наследственность в основном зависит от развития потомства на основе элементов, непосредственно полученных из оплодотворенной яйцеклетки, которая произвела на свет родителя. Гальтон говорит о том факте, что 'каждый индивид может быть должным образом понят как состоящий из двух частей, одна из которых скрыта и известна нам только по ее воздействию на его потомство, в то время как другая является очевидной и представляет собой личность, воспринимаемую нашими органами чувств. Смежные и, в широком смысле, отдельные линии роста, в которых расположены явные и скрытые элементы, расходятся от общей группы и сходятся к общему вкладу, потому что они обе развились из элементов, содержащихся в бесструктурной яйцеклетке, и они совместно вносят элементы, которые формируют бесструктурные яйцеклетки их потомства.' Следующая диаграмма ясно показывает, что протяженность каждого из звеньев общей цепи

наследственности простирается от одной бесструктурной стадии к другой, а не от человека к человеку:—

Бесструктурные элементы {...Взрослый отец... } бесструктурные элементы

в Отце {...Скрыто в Отце...} в потомстве".

Снова Гальтон утверждает — ‘ Из бесструктурной яйцеклетки берутся эмбриональные элементы ... и они развиваются (a) в видимую взрослую особь; с другой стороны ... после отделения эмбриональных элементов большой остаток развивается (b) в скрытые элементы, содержащиеся во взрослой особи.’ Приведенные выше предложения и диаграмма указывают на то, что Гальтон не выводит все наследственные тенденции из скрытых элементов, но он считает, что некоторые эффекты также производятся явными элементами. Однако, когда он противопоставляет относительную силу этих двух влияний, он придает сравнительно мало значения элементам патента. Таким образом, если фиксировать какой-либо характер, Гальтон утверждает, что он ‘может быть понят (1) как чисто личный, без совпадения каких-либо скрытых эквивалентов, (2) как личный, но объединенный со скрытыми эквивалентами, и (3) как существующий полностью в скрытой форме’. Он утверждает, что наследственная сила в первом случае чрезвычайно слаба, потому что ‘последствия использования конечностей и привычки передаются потомству лишь в очень незначительной степени’. Он также утверждает, что многие случаи предполагаемой передачи личных характеров на самом деле происходят из-за скрытых эквивалентов. ‘Личное проявление является, в среднем, хотя это и не обязательно должно быть так в каждом конкретном случае, определенным доказательством существования скрытых элементов’. Утверждая, что сила последнего в наследственности дополнительно подтверждается фактами реверсии, Гальтон считает безопасным заключить, "что вклад явных элементов намного меньше, чем скрытых’. В более позднем развитии своей теории Гальтон придерживается концепции ‘геммул’ и принимает взгляды Дарвина, хотя и "со значительными изменениями’. Вместе с самим пангенезисом теорию Гальтона следует рассматривать как *преформационную*, и пока она находится в оппозиции к теории Вейсмана, которая является *эпигенетической*. См. Приложение IV. к следующему эссе (V.), стр. 316-319. —Е. Б. П.]

104. Nägeli, ‘Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.’ München u. Leipzig, 1884.

105. O. Hertwig, ‘Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.’ Leipzig, 1876.

106. Fol, ‘Recherches sur la fécondation, etc.’ Genève, 1879.

107. Келлиker ранее заявлял и снова повторил в своей последней публикации, что сперматозоиды (‘Samenfäden’) являются простыми ядрами. В то же время он признает существование сперматозоидов у определенных видов. Но доказательства первого утверждения должны быть гораздо более вескими, чтобы их было достаточно для поддержки такой невероятной гипотезы, как то, что элементы оплодотворения могут обладать различной морфологической ценностью. Compare Zeitschr. f. wiss. Zoöl., Bd. XLII.

108. Ф. М. Бальфур, "Сравнительная эмбриология", том i, стр. 69.

109. Арх. ф. микр. Анат., Bd. 23. стр. 182, 1884.

110. Born, ‘Biologische Untersuchungen,’ I, Arch. Mikr. Anat., Bd. XXIV.

111. Roux, 'Beiträge zum Entwicklungsmechanismus des Embryo,' 1884.

112. O. Hertwig, 'Welchen Einfluss übt die Schwerkraft,' etc. Jena, 1884.

113. [Наши нынешние знания о развитии яйцеклеток растений (включая положение частей эмбриона) также свидетельствуют в пользу точки зрения, что на него не влияют внешние причины, такие как гравитация и свет. Это происходит способом, характерным для рода или вида, и существенно зависит от других причин, которые закрепляются наследственностью, см. Heinriche 'Пчелиный поток да Личт умирают ли органы у эмбриона?' в Mittheilungen aus dem Botanischen Institute в Граце, II. Йена, 1888. — С. С.]

114. Э. ван Бенеден, "Исследования по взрослению человека" и др., 1883.

115. M. Nussbaum, 'Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung,' Arch. Mikr. Anat., 1884.

116. Eduard Strasburger, 'Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.' Jena, 1884.

[В настоящее время общепризнано, что у сосудистых криптогамов, а также у мхов и печеночников тела сперматозоидов образованы ядрами клеток, из которых они возникают. Говорят, что только реснички, которыми они обладают и которые, очевидно, служат просто органами опоры, возникают из окружающей цитоплазмы. Следовательно, именно в этих растениях также находится ядро мужской клетки, которое влияет на оплодотворение яйцеклетки. См. Гебель, 'Очерки классификации и специальной морфологии', переведенный Х. Э. Ф. Гарнси, под редакцией И. Б. Бальфура, Оксфорд, 1887, стр. 203, и Дуглас Х. Кэмпбелл, 'Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden', в Berichte d. deutschen bot. Международное общество, том v (1887), стр. 120.—С. С.]

117. O. Hertwig, 'Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies.' Jena, 1885.

118. Это мнение было впервые высказано в моей лекции "О даровании жизни", Йена, 1882 г., переведенной как первое эссе в настоящем томе.

119. M. Нуссбаум, 'Ситцунгбер. der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde.' Dec. 15, 1884.

120. А. Грубер, "Биологический центр Блатт", Bd. IV. № 23 и V. № 5.

121. Согласно наблюдениям Нуссбаума и ван Бенедена, яйцо *аскариды* отличается от обычного типа, но я думаю, что последний наблюдатель заходит слишком далеко, когда делает вывод из формы ядерного веретена (две половины которого наклонены друг к другу под углом), что перед нами процесс, совершенно отличный от процесса обычного ядерного деления.

122. Trinchese, 'I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi,' Atti Acad. Линчеи (3) vii. 1879, Рим.

123. M. Nussbaum, 'Archiv für Mikroskopische Anatomie,' Bd. XVIII und XXIII.

124. Valaoritis, 'Die Genesis des Thier-Eies.' Leipzig, 1882.

125. Kölliker, 'Die Bedeutung der Zellkerne,' etc.; Zeitschr. f. wiss. Зоол. Bd. XLII.

126. 'Компт. rend.' Том. ЛИВ. стр. 150.

127. 'Entwicklung der Dipteren.' Leipzig, 1864.

128. 'Zeitschr. f. wiss. Зоол.' Bd. XVI. стр. 389 (1866).

129. 'Компт. разрыв". 13 ноября 1882г.

130. Grobben, 'Arbeiten d. Wien. Зоол. Instituts,' Bd. II. p. 203.

131. Bütschli, 'Zeitschrift f. wiss. Зоол.' Bd. XXIII. стр. 409.

132. "Наука", том iv. № 90, 1884.

133. Среди одноклеточных организмов инцистированных особей часто называют микробами. Иногда они отличаются от взрослого организма меньшим размером и более простым строением (*Gregarinidae*), но представляют собой ту же морфологическую стадию индивидуальности.

134. Compare Bütschli in Bronn's 'Klassen und Ordnungen des Thierreichs,' Bd. I. p. 777.

135. Gustav Jäger, 'Lehrbuch der Allgemeinen Zoologie,' Leipzig, 1878; II. Abtheilung. Вероятно, из-за экстравагантных и поверхностных рассуждений автора ценные идеи, содержащиеся в его книге, были в целом упущены из виду. Только недавно мне стало известно о вышеупомянутой гипотезе Ягера. М. Нуссбаум, по-видимому, также пришел к тому же выводу совершенно независимо от Ягера. Последний не пытался разработать свою гипотезу с какой-либо степенью полноты. За вышеупомянутыми наблюдениями немедленно следуют совершенно бесполезные соображения, как, например, о том, что онтогенетические и филетические группы находятся в концентрическом соотношении! С таким же успехом автор мог бы говорить о четырехугольном или треугольном соотношении!

136. [Факты того же рода известны также у сосудистых криптогамов, Muscineae, Characeae, Florideae и др. — S. S.]

137. Weismann, 'Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.' Jena, 1883.

138. [Я принимаю этот термин, предложенный Э. Рэем Ланкестером и Г. К. Борном, как название поддерживающей пластинки кишечнотелостных. См. "Кварт. Journ. Микроск. наука". Январь 1887 г., стр. 28. — Е. Б. П.]

139. Dr. Clemens Hartlaub, 'Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia.' Freiburg, Inaugural Dissertation: see also 'Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.' Bd. XLI. 1884.

140. Английский перевод, Х. Маршалл Уорд. Оксфорд, 1887, Clarendon Press.

141. [Такие железистые клетки известны как у животных, так и у растений. См. W. Гардинер и Токутаро Ито, О структуре секретирующих слизь клеток *Blechnum occidentale* L. и *Osmunda regalis* L., "Анналы ботаники", том i, стр. 49.-S. S.]

142. Так, в 1877 году Бютчли считал, что "главное значение образования полярных телец заключается в удалении части ядра яйцеклетки, независимо от того, осуществляется ли это

удаление простым выталкиванием или почкованием яйцеклетки'. 'Entwicklungsgeschichtliche Beiträge,' Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXIX. p. 237, footnote.

143. К. С. Майнот, 'Учетная запись и т.д.'; Proc. Бостонское общество. История. том XIX. стр. 165, 1877.

144. Э. ван Бенеден и Бовери недавно, совершенно независимо друг от друга, провели более точное исследование этих 'Polkörperchen' ("Центросома", Boveri). Они показывают, что ядерное деление начинается с этих тел, хотя способ происхождения последних еще не вполне ясен.— A. W., 1888.

145. Существование полярных телец у губок было недавно доказано Фидлером: Зоол., Анцайгер., 28 ноября 1887 г.—A. W., 1888.

146. В настоящее время они наблюдаются у многих видов, так что их общая встречаемость у насекомых сносно несомненна. Compare bibliography given in Weismann and Ischikawa, 'Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper,' 'Zoolog. Jahrbücher,' vol. iii. 1888, p. 593.— A. W., 1888.

147. Ван Бенеден даже в своей последней работе считает, что эти тела имеют значение только ядер; l. c., стр. 394.

148. Я намеренно воздерживаюсь от использования более точного термина, поскольку сложная терминология, используемая в сперматогенезе, вряд ли вносит какой-либо вклад в прояснение самих явлений. Почему мы просто не говорим о сперматозоидах и сперматобластах и не различаем последние по количеству, когда они встречаются в последовательных поколениях различной формы? Более того, все названия, которые были предложены для последовательных стадий развития, могут быть применены только к особой группе животных, над которыми были сделаны наблюдения. Следовательно, большая путаница возникает из-за использования таких терминов, как сперматобласты, сперматогонии, сперматомеры, сперматоциты, сперматоциты, сперматогеммы и т.д.

149. Fol, 'Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies.' Компт. rend., 28 mai, 1883.

150. Roule, 'La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées.' Там же, 9 апреля 1883г.

151. Balbiani, 'Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles.' Зоол. Anzeiger, 1883, Nos. 155, 156.

152. Will, 'Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten.' Ibid., 1884, Nos. 167, 168.

153. [Почти наверняка этот пузырь происходит не из ядра, а из цитоплазмы сперматозоида-материнской клетки. See Douglas H. Campbell, 'Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden' in Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, vol. v, 1887, p. 122.—S. S.]

154. Bütschli, 'Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen,' Biolog. Centralblatt, Bd. VI. стр. 5, 1884.

155. Ф. М. Бальфур, "Сравнительная эмбриология", том i, стр. 63.
156. Образование полярного тела в партеногенетических яйцеклетках теперь доказано: см. [Примечание](#) в конце этого очерка; см. также [Очерк VI](#).—A. W., 1888.
157. Р. Лейкарт, статья 'Zeugung' в книге Р. Вагнера 'Handwörterbuch der Physiologie', 1853, Bd. IV. стр. 958. Аналогичные наблюдения были сделаны Максом Шульце. Однако эти наблюдения кажутся ошибочными, поскольку впоследствии Пфлюгер показал, что яйца лягушек никогда не развиваются, если принимаются необходимые меры предосторожности для предотвращения доступа любых сперматозоидов в воду. — A. W., 1888.
158. Oellacher, 'Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühncheneies. 'Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie,' Bd. XXII. с. 181. 1872.
159. Hensen, 'Centralblatt,' 1869, No. 26.
160. Weismann, 'Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden,' Leipzig, 1876-79, Abhandlung VII, and 'Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie,' Bd. XXXIII.
161. Weismann, 'Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei,' Bonn, 1882, p. 106.
162. W. Roux, 'Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.' Leipzig, 1883.
163. Теперь мы знаем, что количество петель значительно различается у разных видов, даже если они принадлежат к одной и той же группе животных (например, нематодам).— A.W., 1888.
164. Это выражение используется пчеловодами, например, хорошо известным бароном Берлепшем. Конечно, точнее было бы сказать, что матка, видя клетку трутня, получает стимул отложить неоплодотворенную яйцеклетку, и что, с другой стороны, она получает стимул отложить оплодотворенную яйцеклетку, когда она видит клетку рабочего или матки.
165. E. Bessels, 'Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment.' Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XVIII. p. 124. 1868.
166. 'Daphniden,' Abhandlung, vi. p. 324.
167. l. c., стр. 150.
168. Carl Düsing, 'Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses.' Jena. 1884.
169. Я намерен опубликовать эти эксперименты в другом месте в связи с другими наблюдениями.
170. Вейсман, "Дафниден", Abhandlung, VII. стр. 329; Герберт Спенсер, "Принципы биологии", 1864, том i. стр. 229, 230.
171. С тех пор тот же факт был установлен у видов, принадлежащих к нескольким группам животных.
172. Брукс, 'Закон наследственности'. Балтимор, 1883, стр. 73.
173. 'Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie,' Bd. XXXIII. стр. 107. 1873.

174. Валаоритис, l. c., стр. 6.

175. I quote from Falkenberg, in Schenk's 'Handbuch der Botanik,' Bd. II. p. 219. Далее он утверждает, что это единственные известные до сих пор случаи, когда несомненные мужские клетки оказались способными к дальнейшему развитию, когда они были неспособны реализовать свои способности к оплодотворению. Следует добавить, что два вида зародышевых клеток различаются не по внешнему виду, а только по поведению; женские зародышевые клетки становятся фиксированными и втягивают один из двух своих жгутиков, в то время как мужские клетки продолжают роиться. Но даже эта незначительная степень дифференцировки требует предположения о внутренней молекулярной дифференциации.

V.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

В ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА.

1886.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И Т.Д.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Большая часть настоящего эссе была прочитана на первом общем собрании Ассоциации немецких естествоиспытателей в Страсбурге 18 сентября 1885 года и опубликована в Материалах пятьдесят восьмого собрания этого Общества.

В настоящем издании сохранена форма лекции, но ее содержание во многом расширено. Помимо множества мелких и нескольких крупных дополнений к тексту, я добавил шесть приложений, чтобы осветить некоторые темы более полно, чем это было возможно в самой лекции, в которой мне часто приходилось довольствоваться простыми намеками и предложениями. Это представляется тем более необходимым, что невозможно предположить, что многие взгляды и идеи, на которых была основана лекция, будут хорошо известны всем читателям, хотя они и были описаны в моих предыдущих статьях. Прежде всего было необходимо разобраться с классом приобретенных характеров, который, как мне кажется, легко спутать, особенно среди медиков, с гораздо более широким классом новых характеров в целом. Только те новые признаки могут быть названы 'приобретенными', которые обязаны своим возникновением внешним влияниям, и термин 'приобретенный' не должен применяться к тем, которые зависят от таинственной взаимосвязи между различными наследственными тенденциями, встречающимися в оплодотворенной яйцеклетке. Эти последние не 'приобретаются', а передаются по наследству, хотя предки обладали ими не как таковыми, а

только как элементами, из которых они состоят. Подобные новые признаки в настоящее время не поддаются точному анализу: нам приходится довольствоваться несомненным фактом их появления. Передача или непередача приобретенных признаков должна иметь первостепенное значение для теории наследственности и, следовательно, для истинного понимания причин, ведущих к трансформации видов. Всякий, кто верит, как я, что приобретенные признаки не передаются, будет вынужден предположить, что процессу естественного отбора отводилась гораздо большая роль в трансформации видов, чем ему до сих пор отводилось; ибо, если такие признаки не передаются, модифицирующее влияние внешних обстоятельств во многих случаях остается ограниченным индивидом и не может играть никакой роли в производстве трансформации. Мы также будем вынуждены отказаться от идей о происхождении индивидуальной изменчивости, которые были приняты до сих пор, и будем вынуждены искать новый источник этого явления, от которого всецело зависят процессы отбора.

На следующих страницах я попытался предложить такой источник.

А. В.

Фрайбург I. Br.,

22 ноября 1885 года.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ И Т.Д.

Содержание.

	СТРАН ИЦА
1. Можем ли мы обойтись без принципа естественного отбора?	255
2. Теория трансформации от внутренних причин Негели	256
3. Определенный ход развития возможен и без самоизменяющейся идиоплазмы	258
4. Неоспоримая важность "адаптаций"	260
5. Строение китов как пример адаптации	261
6. Трансформация происходит мельчайшими шагами	264
7. Основа таких незначительных изменений зависит от индивидуальной изменчивости	266
8. Сложность объяснения изменчивости при предположении непрерывности зародышевой плазмы	266
9. Предыдущие теории, с помощью которых объяснялась изменчивость	267
10. Отсутствие передачи приобретенных признаков	267

11.	Эксперименты Негели и Алексис Джордан	269
12.	Зародышевая плазма изменяется только с большим трудом	271
13.	Источник индивидуальной изменчивости кроется в половом размножении	272
14.	Процесс естественного отбора не работает, когда имеет место бесполое размножение	274
15.	Происхождение изменчивости у одноклеточных организмов	278
16.	Половое размножение влияет на сочетание	279
17.	Теория Э. ван Бенедена и В. Хенсена о половом размножении как процессе омоложения	282
18.	Теоретические возражения против такой точки зрения	283
19.	Первоначальное значение конъюгации	286
20.	Сохранение полового размножения посредством наследственности	287
21.	Он теряется при партеногенезе по соображениям полезности	289
22.	Партеногенез предотвращает дальнейшие трансформации	290
23.	Это исключает панмиксию и, таким образом, предотвращает превращение вышедших из употребления органов в рудиментарные	291
24.	Заключительные соображения	294

ПРИЛОЖЕНИЯ.

I.	Дальнейшие соображения, противоречащие объяснению Негели трансформации как обусловленной внутренними причинами	298
II.	Объяснение адаптации Негели	300
III.	Адаптации у растений	308
IV.	О предполагаемой передаче приобретенных признаков	310
	1. Эксперименты Брауна-Секара на морских свинках	310
	2. Случай, который на первый взгляд кажется доказывающим передачу приобретенных признаков	320
V.	О происхождении партеногенеза	323
VI.	Теория наследственности У. К. Брукса	326

V.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА.

За четверть века, прошедшую с тех пор, как биология снова начала заниматься общими проблемами, по крайней мере, один главный факт был прояснен объединенными усилиями многочисленных деятелей науки, а именно: дело в том, что теория происхождения, идея развития в органическом мире, является единственной концепцией происхождения последнего, которая научно обоснована. Дело не только в том, что в свете этой теории многочисленные факты впервые приобретают смысл и значительность; дело не только в том, что под ее влиянием все установленные факты могут быть гармонично сгруппированы вместе; но в некоторых областях она уже дала высочайшие результаты, которых можно ожидать от любой теории, она сделала возможным предсказание фактов, пусть и не с абсолютной точностью расчетов, но все же с высокой степенью вероятности. Было предсказано, что у человека, который во взрослом состоянии обладает только двенадцатью парами ребер, в эмбриональном состоянии их окажется тринадцать или четырнадцать: было предсказано, что в этот ранний период своего существования он будет обладать незначительным остатком очень маленькой кости запястья, так называемой *os centrale*, которая, должно быть, существовала во взрослом состоянии у его чрезвычайно отдаленных предков. Оба предсказания сбылись, точно так же, как планета Нептун была открыта после того, как ее существование было предсказано по возмущениям, вызванным на орбите Урана.

То, что существующие виды возникли не независимо, а произошли от других, по большей части вымерших, и что в целом это развитие происходило в направлении усложнения, можно утверждать с той же степенью уверенности, с какой астрономия утверждает, что земля движется вокруг Солнца; к такому выводу можно прийти с такой же уверенностью другими методами, как и с помощью математических вычислений.

Если я делаю это утверждение так без колебаний, я делаю это не потому, что верю в то, что выдвигаю что-то новое, и не потому, что я думаю, что возникнет какое-либо противодействие, а просто потому, что я хочу для начала указать на твердую почву, на которой мы стоим, прежде чем рассматривать многочисленные проблемы, которые все еще остаются нерешенными. Такие проблемы возникают, как только мы переходим от фактов дела к их объяснению; как только мы переходим от утверждения "Органический мир возник в результате развития" к вопросу "Но как это было осуществлено, под действием каких сил, какими средствами и при каких обстоятельствах?"

Пытаясь ответить на эти вопросы, мы очень далеки от уверенности, и мнения по-прежнему противоречивы. Но ответ лежит в области будущих исследований, в той неизвестной стране, которую нам предстоит исследовать.

Это правда, что эта страна не совсем неизвестна, и, если я не ошибаюсь, Чарльз Дарвин, который в наше время первым возродил давно бездействующую теорию происхождения, уже дал набросок, который вполне может послужить основой для полной карты этой области; хотя, возможно, многие детали будут добавлены, а многие другие убраны. В "Принципе естественного отбора" Дарвин указал путь, по которому мы должны войти в эту неизвестную страну.

Но это мнение не является универсальным, и только недавно Карл Негели^[176], известный ботаник, выразил решительные сомнения относительно общей применимости принципа естественного отбора. Согласно Негели, взаимодействие внешних условий жизни с известными силами организма, а именно наследственность и изменчивость недостаточны для объяснения закономерного хода развития, которому следует органический мир. Он считает, что естественный отбор - это в лучшем случае вспомогательный принцип, который принимает или отвергает существующие признаки, но который не способен создать ничего нового: он считает, что причины трансформации находятся только внутри организма. Далее Негели предполагает, что организмы содержат силы, вызывающие периодическую трансформацию вида, и он воображает, что органический мир в целом возник способом, подобным тому, каким возникает отдельный индивид.

Подобно тому, как из семени образуется определенное растение, потому что оно обладает определенным строением, и подобно тому, как в этом процессе должны быть благоприятные определенные условия (свет, тепло, влага и т. Д.) Для того, чтобы могло иметь место развитие, хотя они и не определяют вид или способ развития; точно так же дерево всего органического мира выросло из первых и низших форм жизни на нашей планете по необходимости, возникающей изнутри, и в целом независимо от внешних воздействий. Согласно Негели, причина, которая заставляет каждую форму живой субстанции время от времени меняться в ходе ее векового роста и которая заново формирует ее в новые виды, должна заключаться в самой органической субстанции и зависеть от ее молекулярной структуры.

С искренним восхищением и неподдельным удовольствием мы читаем изложение, в котором Негели дает, так сказать, результат всех своих исследований, имеющих отношение к великому вопросу развития органического мира. Но хотя мы получаем истинное удовольствие от созерцания тщательно разработанной теоретической концепции, которая, подобно прекрасному зданию или произведению искусства, совершенна сама по себе, и хотя мы должны быть убеждены, что ее возникновение зависело от прогресса знания и что с ее помощью мы в конечном итоге достигнем более полного знания, тем не менее верно, что мы не можем принять фундаментальную гипотезу автора. Я, по крайней мере, верю, что я не одинок в этом отношении и что найдется лишь несколько зоологов, способных принять гипотезу, лежащую в основе теории Негели.

В мои намерения сейчас не входит оправдывать мои собственные, сильно отличающиеся друг от друга взгляды, но тема этой лекции вынуждает меня кратко объяснить мою позицию по отношению к Негели и привести некоторые причины, по которым я не могу принять его теорию активной силы трансформации, возникающей и действующей внутри организма; и я также должен объяснить причины, которые побуждают меня придерживаться теории естественного отбора.

Предположение о такой филетической силе преобразования (см. Приложение I, стр. 298) обладает, на мой взгляд, величайшим недостатком, который может быть у любой теории, — оно не объясняет явления. Я не хочу сказать, что она неспособна сделать понятными некоторые второстепенные явления, но что она оставляет большее количество фактов совершенно необъясненными. Это не дает никакого объяснения целенаправленности, наблюдаемой в организмах: и это как раз главная проблема, которую органический мир предлагает для нашего решения. То, что виды время от времени трансформируются в новые, возможно, можно было бы

понять с помощью внутренней преобразующей силы, но то, что они изменяются настолько, что становятся лучше приспособленными к новым условиям, в которых им приходится жить, остается совершенно непонятным для этой теории. Ибо мы, конечно, не можем принять в качестве объяснения утверждение Нагели о том, что организмы обладают способностью адаптироваться просто под действием внешнего стимула (см. Приложение II, стр. 300).

В дополнение к этому фундаментальному недостатку, мы должны также отметить, что нет абсолютно никаких доказательств в поддержку основы этой теории, а именно. о существовании внутренней преобразующей силы.

Нагели очень изобретательно разработал свою концепцию идиоплазмы, и эта концепция, безусловно, является важным приобретением, которое сохранится надолго, хотя и без особого значения, придаваемого ей автором. Но является ли это особое значение чем-то большим, чем чистая гипотеза? Можем ли мы сказать больше об остроумном описании мельчайшей молекулярной структуры гипотетической основы жизни? Не могла ли идиоплазма образоваться способом, совершенно отличным от того, который предполагает Нагели? И могут ли выводы, сделанные на основе ее предполагаемой структуры, быть выдвинуты для доказательства чего-либо? Единственным доказательством того, что идиоплазма обязательно должна изменяться с течением времени в результате своей собственной структуры, является тот факт, что Нагели сконструировал ее таким образом; и никто не усомнится в том, что структура идиоплазмы могла быть задумана таким образом, чтобы сделать какие-либо преобразования внутри нее самой совершенно невозможными.

Но даже если теоретически возможно представить, что идиоплазма обладает такой структурой, что она определенным образом изменяется в результате простого роста, у нас не должно быть оснований предполагать существование нового и совершенно неизвестного принципа, пока не будет доказано, что известных сил недостаточно для объяснения наблюдаемых явлений.

Может ли кто-нибудь утверждать, что это доказательство было получено? Неоднократно указывалось, что филетическое развитие растительного царства протекает регулярно и в соответствии с законом, что мы видим по преобладанию и постоянству так называемых чисто 'морфологических' признаков у растений. Образование естественных групп в животном и растительном царствах вынуждает нас признать, что органическая эволюция часто протекала в течение более или менее продолжительных периодов по определенным линиям развития. Но по этой причине мы не вынуждены принимать предположение о неизвестных внутренних силах, которые определили такие направления развития.

Много лет назад я попытался доказать^[177], что конституция или физическая природа организма должна оказывать ограничивающее влияние на его способность к изменчивости. Данный вид не может превратиться в какой-либо другой вид, о котором можно подумать. Жук не мог превратиться в позвоночное животное: он не мог даже стать кузнечиком или бабочкой; но он мог превратиться в новый вид жуков, хотя только сначала в вид того же рода. Каждый новый вид должен был быть прямым продолжателем старого, от которого он произошел, и уже один этот факт подразумевает, что филетическое развитие обязательно должно следовать определенным линиям.

Я могу полностью понять, почему ботаник более склонен, чем зоолог, искать убежища во внутренних силах развития. Связь формы с функцией, приспособление организма к внутренним

и внешним условиям жизни менее заметно у растений, чем у животных; и даже верно, что часто необходимы большая наблюдательность и изобретательность, чтобы вообще выявить какое-либо приспособление. Поэтому соблазн принять точку зрения, что все зависит от внутренних направляющих причин, тем более велик. Негели действительно смотрит на предмет с противоположной точки зрения и считает, что истинная первопричина трансформации находится у животных, затемненных адаптацией, но более очевидна у растений^[178]. Однако это мнение не может быть достаточно обосновано тем фактом, что у растений многие признаки еще не были объяснены адаптацией. Нам не мешало бы помнить, до какой степени за последние двадцать лет сократилось количество так называемых 'морфологических' признаков у растений. Какой поток света пролился на формы и окраску цветов, столь часто любопытные и, по-видимому, произвольные, когда долгое время игнорируемое открытие Шпренгеля было расширено и должным образом оценено как результат исследований Дарвина, и когда предмет был продвинут дальше благодаря замечательным исследованиям Германа Мюллера! Даже жилкование листьев, которое раньше считалось совершенно несущественным, как было показано, обладает высокой биологической ценностью благодаря оригинальным исследованиям Дж. Сакса (см. Приложение III, стр. 308). Мы еще не достигли пределов исследования, и нет никаких оснований полагать, что однажды мы не получим объяснение символов, которые сейчас непонятны^[179].

Очевидно, что зоолог не может придавать слишком большого значения тесной связи между формой и функцией, связи, которая простирается до мельчайших деталей: почти невозможно слишком настаивать на совершенном способе, которым в организме животного осуществляется адаптация к определенным условиям жизни. В теле животного мы не находим ничего бессмысленного, ничего, что могло бы быть иначе; каждый орган, даже каждая клетка или часть клетки, так сказать, настроены на особую роль, которую они должны выполнять по отношению к окружающей среде.

Это правда, что мы пока не в состоянии объяснить адаптивный характер каждой структуры ни у одного отдельного вида, но всякий раз, когда нам удастся выяснить значение структуры, это всегда оказывается свежим примером адаптации. Любой, кто пытался детально изучить структуру вида и объяснить связь его частей с функциями целого, будет склонен согласиться со мной в том, что все зависит от адаптации. Нет ни одной части тела индивидуума или кого-либо из его предков, даже самой крошечной и незначительной, которая возникла бы каким-либо иным способом, кроме как под влиянием условий жизни; и части тела соответствуют этим условиям, подобно тому как русло реки формируется потоком, который течет по ней.

На самом деле это всего лишь предположения, а не реальные доказательства; ибо мы еще недостаточно близко знакомы с каким-либо видом, чтобы быть способными распознать природу и значение всех деталей его строения во всех их взаимосвязях; и мы еще менее способны проследить историю предков в каждом конкретном случае и установить происхождение тех структур, наличие которых у потомков зависит главным образом от наследственности. Но уже был достигнут значительный прогресс в достижении индуктивного доказательства, поскольку число установленных адаптаций в настоящее время очень велико и увеличивается с каждым днем. Если, однако, мы предвосхитим результаты будущих исследований и допустим, что организм состоит только из адаптаций, основанных на наследственной конституции, то очевидно, что филетической силе ничего не остается

объяснять, даже если последняя будет представлена нам в усовершенствованной форме самоизменяющейся идиоплазмы Негели.

Возможно, будет полезно проиллюстрировать мои взгляды знакомым примером. Я выбираю хорошо известную группу китов. Эти животные являются плацентарными млекопитающими, которые, вероятно, во вторичные времена произошли от наземных млекопитающих путем адаптации к водной жизни.

Все, что характерно для этих животных и отличает их от других млекопитающих, зависит от этой адаптации. Их передние конечности превратились в жесткие лопасти, подвижные только в плечевом суставе; на спине и хвосте имеются гребни, формой несколько похожие на спинной и хвостовой плавники рыб. Орган слуха лишен какого-либо наружного уха и содержащего воздух наружного слухового прохода. Воздушные колебания не проходят, как у других млекопитающих, из наружного слухового прохода в барабанную полость и, следовательно, к нервным окончаниям внутреннего уха; но они достигают барабанной полости путем прямой передачи через кости черепа, которые обладают особой структурой и содержат множество воздушных полостей. Это устройство, очевидно, приспособлено для прослушивания в воде. Ноздри также имеют особенности, поскольку они открываются не возле рта, а на лбу, так что животное может дышать даже в бурном море, как только оно всплывает на поверхность. Чтобы облегчить быстрое передвижение в воде, все тело стало удлинненным и имело веретенообразную форму, как у рыбы. Задние конечности отсутствуют ни у каких других млекопитающих, за исключением рыбообразной *сирении*. У китов, как и у *сирении*, эти придатки стали бесполезными из-за сильно развитого хвостового плавника; в настоящее время они находятся в зачаточном состоянии и состоят из нескольких мелких костей и мышц, глубоко погруженных в тело животного, которые, тем не менее, у некоторых видов все еще демонстрируют первоначальное строение задней конечности. Волосной покров других млекопитающих также исчез, его место занял толстый слой жира под кожей, который обеспечивает гораздо лучшую защиту от холода. Этот жировой слой был также необходим для того, чтобы уменьшить удельный вес животного и, таким образом, сделать его равным удельному весу морской воды. В строении черепа также есть ряд особенностей, все из которых прямо или косвенно связаны с условиями, в которых живут эти животные. У китовых китов очень бросаются в глаза огромные размеры морды, огромные челюсти и широкая пасть. Можно ли предположить, что это очень характерное появление полностью обусловлено руководством какой-то внутренней преобразующей силы или какой-то спонтанной модификацией идиоплазмы? Любое подобное предположение не может быть принято, поскольку легко показать, что все эти структурные особенности зависят от адаптации к особому режиму кормления. Функциональные зубы отсутствуют, но рудиментарные имеются у эмбриона как реликты наследственного состояния, при котором эти органы были полностью развиты. Большие пластины китового уса с тонко разделенными концами подвешены вертикально к небу рта. Эти киты питаются мелкими организмами, около дюйма в длину, которые в бесчисленных количествах плавают по воде; и для того, чтобы они могли питаться такими мельчайшими животными, необходимо добывать их в огромных количествах. Это достигается за счет огромного рта, который за один глоток вбирает огромное количество воды. Затем вода отфильтровывается через пластины китового уса, в то время как организмы, составляющие пищу кита, остаются во рту. Необходимо ли добавлять, что внутренние органы — насколько мы понимаем детали их функций и насколько их структура отличается от структуры соответствующих органов других млекопитающих — также были прямо или косвенно изменены в результате адаптации к водной жизни? Таким образом, все киты обладают весьма

своеобразным расположением носовых ходов и гортани, позволяющим им дышать и глотать одновременно: легкие имеют огромную длину и, таким образом, заставляют животное принимать горизонтальное положение в воде без приложения мышечных усилий: вследствие этой последней модификации диафрагма вытягивается почти в горизонтальном направлении; кроме того, в сосудистой системе имеются определенные устройства, которые позволяют животному оставаться под водой в течение значительного времени, и так далее.

А теперь, в связи с этим частным примером, я повторю вопрос, который я задавал раньше: "Если все, что характерно для группы животных, зависит от адаптации, что остается объяснить действием внутренней силы развития?" Что остается от кита, когда мы лишаем его адаптивных качеств? Мы вынуждены ответить, что не осталось ничего, кроме общего плана организации млекопитающих, который существовал ранее у млекопитающих-предков *китообразных*. Но если все, что отличает этих животных от китов, возникло в результате адаптации, то отсюда следует, что внутренняя сила развития не могла иметь никакого отношения к происхождению этой группы.

И все же именно эта сила считается основным фактором трансформации видов, и Нэгели без колебаний утверждает, что и животное, и растительное царства стали бы во многом такими, какие они есть сейчас, если бы не было адаптации к новым условиям и такого явления, как конкуренция в борьбе за существование^[180].

Но даже если мы допустим, что такое допущение дает некоторое объяснение, а не является отказом от всех попыток объяснения; если мы допустим, что организм, характерные особенности которого полностью зависят от адаптации, был сформирован внутренней силой развития; мы все равно не сможем объяснить, как случилось, что такой организм, приспособленный к определенным условиям жизни и неспособный существовать в других условиях, появился в том самом месте на поверхности земли и в то самое время в истории земли, которое создало условия, подходящие для его существования. Как я уже доказывал ранее, сторонники внутренней силы развития вынуждены изобрести вспомогательную гипотезу, своего рода "предустановленную гармонию", которая объясняет, как происходит, что изменения в органическом мире продвигаются шаг за шагом параллельно изменениям в земной коре и в других условиях жизни; точно так же, согласно Лейбницу, тело и душа, хотя и независимы друг от друга, движутся параллельными курсами, подобно двум хронометрам, которые показывают точное время. И даже этого предположения было бы недостаточно, потому что место должно быть принято во внимание так же, как и время: таким образом, киты не могли бы существовать, если бы они впервые появились на суше. Мы знаем бесчисленные случаи, когда вид был исключительно и точно адаптирован к определенной локализованной области и не мог процветать где-либо еще. Нам стоит только вспомнить случаи мимикрии, при которых одно насекомое получает защиту, уподобляясь другому, случаям защитного сходства с корой или листьями определенного вида растений или многочисленные удивительные приспособления паразитических животных к определенным частям определенных видов хозяев.

Миметический вид не мог появиться ни в каком другом месте, кроме того, в котором он существует: он не мог возникнуть благодаря внутренней силе развития. Но если отдельные виды или даже целые отряды, такие как *китообразные*, возникли независимо от какой-либо такой силы, тогда мы можем с уверенностью утверждать, что существование предполагаемой силы не требуется ни разумом, ни необходимостью.

Следовательно, воздерживаясь от обращения к неизвестным силам, мы вправе продолжить попытку Дарвина объяснить трансформацию организмов действием известных сил и известных явлений. Я говорю "продолжать попытки", потому что я не верю, что наши знания в этом направлении закончились на Дарвине, и мне кажется, что мы уже пришли к идеям, которые несовместимы с некоторыми важными пунктами его общей теории и которые, следовательно, требуют некоторой модификации последней.

Теория естественного отбора объясняет возникновение новых видов, предполагая, что время от времени происходят изменения в тех условиях жизни, к которым организм должен приспособиться, если он хочет продолжать существовать. Таким образом, устанавливается избирательный процесс, который гарантирует сохранение только тех из существующих вариаций, которые в наибольшей степени соответствуют изменившимся условиям жизни. При продолжении отбора в том же направлении отклонения от типа, хотя поначалу и очень незначительные, накапливаются и увеличиваются до тех пор, пока не станут специфическими различиями.

Я хотел бы утверждать более определенно, чем это сделал Дарвин, что изменения в условиях жизни, наряду с изменениями в самом организме, должны были происходить очень постепенно и мельчайшими шагами, таким образом, что на каждом этапе всего процесса трансформации вид оставался достаточно приспособленным к окружающим условиям. Резкая трансформация вида немыслима, потому что это сделало бы вид неспособным к существованию. Если вся организация животного зависит от приспособления, если тело животного представляет собой, так сказать, чрезвычайно сложную комбинацию новых и старых приспособлений, то было бы в высшей степени замечательным совпадением, если бы после какого-либо внезапного изменения, происходящего одновременно во многих частях тела, все эти части были изменены таким образом, что они снова образовали целое, которое точно соответствовало изменившимся внешним условиям. Те, кто допускает существование такой внезапной трансформации, упускают из виду тот факт, что все в организме животного точно рассчитано на поддержание существования вида и что этого как раз достаточно для этой цели; и они забывают, что малейшего изменения в наименее важном органе может быть достаточно, чтобы сделать вид неспособным к существованию.

Возможно, можно возразить, что у растений дело обстоит иначе, что подтверждается американскими сорняками, распространившимися по всей Европе, или европейскими растениями, натурализовавшимися в Австралии. Можно также сослаться на растения, населявшие равнины в ледниковую эпоху и которые по ее окончании мигрировали в альпийские горы и на крайний север и которые оставались неизменными при внешне разнообразных условиях жизни, которым они подвергались в течение столь длительного времени. Подобные случаи можно встретить и среди животных. Кролик, который был завезен моряками на атлантический остров Порто-Санто, расплодился в изобилии и остается неизменным в этой местности; европейские лягушки, которые были завезены на Мадейру, чрезвычайно размножились и стали почти чумой; а европейский воробей теперь процветает в Австралии так же хорошо, как и у нас. Но эти примеры не доказывают, что адаптация к внешним условиям жизни не имеет первостепенного значения; они не доказывают, что организм, адаптированный к определенной среде, в неизменном виде останется способным к существованию в новой среде. Они только доказывают, что вышеупомянутые виды нашли в этих странах те же условия жизни, что и у себя на родине, или, по крайней мере, что они встретились

с условиями, которым могла быть подвергнута их организация без необходимости модификации. Не каждая новая среда включает в себя такие измененные условия, которые будут эффективны для модификации каждого вида растений или животных. Кролик из Порто-Санто, безусловно, питается травами, отличными от тех, которые составляют пищу его родственников в Европе, но такое изменение не означает эффективного изменения условий, в которых обитает этот вид, поскольку травы в обеих местностях одинаково хорошо соответствуют потребностям животного.

Но если мы предположим, что дикий кролик, обитающий в Европе, внезапно утратил бы, хотя бы немного, свою осторожность, свое острое зрение, свое тонкое чувство слуха или обоняния или внезапно приобрел бы окраску, отличную от той, которой он обладает сейчас, он стал бы неспособным к существованию как вид и вскоре вымер бы. Тот же результат, вероятно, произошел бы, если бы какой-либо из его внутренних органов, таких как легкие или печень, был внезапно изменен. Возможно, отдельные особи все еще оставались бы способными к существованию при таких обстоятельствах, но весь вид претерпел бы определенный упадок из-за максимального развития своих сил сопротивления и, таким образом, вымер бы. Внезапная трансформация вида представляется мне немыслимой с физиологической точки зрения, по крайней мере у животных.

Следовательно, трансформация вида может происходить лишь мельчайшими шагами и должна зависеть от накопления тех различий, которые характеризуют индивидов, или, как мы их называем, 'индивидуальных различий'. Нет никаких сомнений в том, что эти различия присутствуют всегда, и поэтому, на первый взгляд, кажется просто само собой разумеющимся, что они будут давать материал, с помощью которого естественный отбор производит новые формы жизни. Но дело не так просто, как казалось до недавнего времени; это если я прав, полагая, что у всех животных и растений, которые воспроизводятся настоящими зародышами, только те признаки, которые потенциально присутствовали в зародыше родителя, могут быть переданы последующему поколению.

Я полагаю, что наследственность зависит от того факта, что небольшая часть эффективного вещества зародыша, зародышевой плазмы, остается неизменной во время развития яйцеклетки в организм, и что эта часть зародышевой плазмы служит основой, из которой производятся зародышевые клетки нового организма^[181]. Таким образом, существует преемственность зародышевой плазмы от одного поколения к другому. Зародышевую плазму можно было бы представить метафорой длинного ползучего корневища, из которого через определенные промежутки времени возникают растения, представляющие особей следующих друг за другом поколений.

Отсюда следует, что передача приобретенных признаков невозможна, ибо, если зародышевая плазма не образуется заново у каждого индивидуума, а происходит от того, что ей предшествовало, ее структура, и прежде всего ее молекулярный состав, не могут зависеть от индивидуума, у которого это происходит, но такой индивидуум только формирует, так сказать, питательную почву, за счет которой растет зародышевая плазма, в то время как последняя обладала характерной структурой с самого начала, а именно до начала роста.

Но тенденции наследственности, носителем которых является зародышевая плазма, зависят именно от этой молекулярной структуры, и, следовательно, через последующие поколения могут передаваться только те признаки, которые были унаследованы ранее, а именно. те

признаки, которые потенциально содержались в структуре зародышевой плазмы. Из этого также следует, что те другие признаки, которые были приобретены под влиянием особых внешних условий в течение жизни родителя, вообще не могут быть переданы.

До настоящего времени придерживались противоположной точки зрения, и предполагалось, как само собой разумеющееся, что приобретенные признаки могут передаваться; более того, были построены чрезвычайно сложные и искусственные теории для того, чтобы объяснить, каким образом изменения, вызванные действием внешних воздействий в течение жизни, могут передаваться зародышу и, таким образом, становиться наследственными. Но не известно ни одного факта, который действительно доказывал бы, что приобретенные признаки могут передаваться, ибо установленные факты, которые, по-видимому, указывают на передачу искусственно вызванных болезней, не могут рассматриваться как доказательство; и до тех пор, пока такое доказательство отсутствует, мы не имеем права делать это предположение, если только к этому не вынуждает невозможность предложить способ, при котором трансформация видов может происходить без его помощи. (См. Приложение IV, стр.310.)

Очевидно, что бессознательная убежденность в том, что мы нуждаемся в помощи приобретенных черт, до сих пор надежно поддерживала предполагаемую аксиому передачи таких черт. Считалось, что мы не можем обойтись без такой аксиомы, чтобы объяснить трансформацию видов; и в это верили не только те, кто считал, что прямое действие внешних воздействий играет важную роль в процессе, но и те, кто считал, что действие естественного отбора является основным фактором.

Индивидуальная изменчивость образует важнейшую основу теории естественного отбора: без нее последний не мог бы существовать, ибо только он может обеспечить те мельчайшие различия, путем накопления которых, как говорят, в ходе поколений возникают новые формы. Но как могут существовать такие наследственные индивидуальные признаки, если изменения, вызванные действием внешних воздействий, в течение жизни индивида не могут передаваться? Мы явно вынуждены найти какой-то другой источник наследственных индивидуальных различий, иначе теория естественного отбора рухнула бы, как это, несомненно, произошло бы, если бы наследственных индивидуальных вариаций не существовало. Если, с другой стороны, приобретенные различия передаются, это доказало бы, что должно быть что-то неправильное в теории непрерывности зародышевой плазмы, как описано выше, и в непередаче приобретенных признаков, которая вытекает из этой теории. Но я полагаю, что можно предположить, что происхождение наследственных индивидуальных признаков происходит способом, совершенно отличным от любого из тех, которые были выдвинуты до сих пор. Объяснить это происхождение - вот задача, за которую я собираюсь взяться на следующих страницах.

Происхождение индивидуальной изменчивости до сих пор представлялось примерно следующим образом. Феномены наследственности приводят к выводу, что каждый организм способен производить зародыши, из которых, по крайней мере теоретически, могут возникнуть точные копии родительского. В действительности это никогда не бывает так, потому что каждый организм обладает способностью реагировать на различные внешние воздействия, с которыми он вступает в контакт, способностью, без которой он не мог бы ни развиваться, ни существовать. Каждый организм, реагирующий по-разному, должен быть в какой-то степени изменен. Благоприятное питание делает такой организм сильным и большим; неблагоприятное

питание делает его маленьким и слабым, и то, что верно для всего организма, можно сказать и о его частях. Теперь очевидно, что даже дети одной и той же матери с самого начала своего существования сталкиваются с различными по виду и степени влияниям, так что они неизбежно должны стать непохожими, даже если мы предположим, что они произошли от абсолютно идентичных зародышей с точно такими же наследственными тенденциями.

Считается, что таким образом были введены индивидуальные различия. Но если приобретенные признаки не передаются, вся цепочка аргументов рушится, поскольку ни одно из тех изменений, которые вызваны условиями питания, действующими на отдельные части всего организма, включая результаты тренировки и использования или неиспользования отдельных органов, - ни одно из этих изменений не может обеспечить наследственных различий и не может быть передано последующим поколениям. Они являются, так сказать, лишь переходными признаками для данного вида.

Дети опытных пианистов не наследуют искусство игры на фортепиано; они должны учиться ему таким же кропотливым способом, каким его приобрели их родители; они не наследуют ничего, кроме того, чем также обладали их родители в детстве, а именно ловкости рук и хорошего слуха. Более того, язык не передается нашим детям, хотя им пользовались не только мы сами, но и почти бесконечная череда предков. Только недавно были вновь обработаны и сведены воедино факты, которые показывают, что у детей высокоцивилизованных наций нет и следа языка, когда они выросли в диких условиях и в полной изоляции^[182]. Дар речи носит приобретенный или преходящий характер: он не передается по наследству и не может передаваться: он исчезает вместе с организмом, который его проявляет. Подобные явления не только происходят в растительном царстве, но и проявляются особенно поразительным образом.

Когда Nägeli^[183] завезли альпийские растения, взятые из их естественной среды обитания, в ботанический сад Мюнхена, многие из видов были настолько сильно изменены, что их с трудом можно было узнать: например, маленькие альпийские бражники стали большими и густо ветвящимися, и они свободно цвели. Но если такие растения или даже их потомки были перенесены на бедную гравийную почву, то новые признаки полностью исчезали, и растения вновь приобретали первоначальную альпийскую форму. Повторная трансформация всегда была полной, даже если этот вид выращивался на плодородной садовой почве в течение нескольких поколений.

Аналогичные эксперименты с идентичными результатами были проведены двадцать лет назад Алексисом Джорданом^[184], который в основном использовал *Draba verna* в своих исследованиях. Эти эксперименты дают очень веские доказательства, потому что изначально они были предприняты без предвзятости, которая может быть присуща теории. Джордан намеревался лишь экспериментально решить, являются ли многочисленные формы растения в том виде, в каком оно встречается в диком виде в различных местообитаниях, простыми разновидностями или настоящими видами. Он обнаружил, что различные формы не переходят друг в друга, а во всех случаях повторно трансформируются после того, как они были изменены культивированием в почве, отличной от той, на которой они обычно произрастают, и поэтому он предположил, что они были настоящими видами. Таким образом, все эти эксперименты подтверждают вывод о том, что внешние воздействия могут изменять индивидуума, но производимые изменения не передаются микробам и никогда не являются наследственными.

Нагели действительно утверждает, что врожденных индивидуальных различий у растений не существует. Различия, которые мы находим, например, между двумя буками или дубами, всегда, по его мнению, являются модификациями, вызванными влиянием различных местных условий. Но очевидно, что Нагели заходит в этом отношении слишком далеко, хотя можно признать, что врожденные индивидуальные различия у растений гораздо труднее отличить от приобретенных, чем у животных.

Нет никаких сомнений в наличии врожденных и наследственных индивидуальных признаков у животных, и мы можем найти особенно интересную иллюстрацию в случае с человеком. Человеческий глаз может с практикой оценить мельчайшие различия между отдельными мужчинами, и особенно различия в чертах лица. Каждый знает, что особенности внешности сохраняются в определенных семьях на протяжении долгого ряда поколений. Вряд ли мне нужно напоминать читателю о широком лбу Юлиев, выступающем подбородке Габсбургов или изогнутом носе бурбонов. Следовательно, каждый может видеть, что наследственные индивидуальные черты, несомненно, существуют в человеке. Тот же вывод может быть с равной уверенностью подтвержден для всех наших домашних животных, и я не вижу никаких причин сомневаться в его применимости к другим животным и растениям.

Но теперь возникает вопрос— как мы можем объяснить наличие таких признаков в соответствии с верой в непрерывность зародышевой плазмы, теорией, которая подразумевает отказ от предположения, что приобретенные признаки могут передаваться по наследству? Как могут особи какого-либо вида стать обладателями различных признаков, которые, несомненно, являются наследственными, если все изменения, происходящие под влиянием внешних условий, преходящи и исчезают вместе с особью, у которой они возникли? Почему индивидов отличают врожденные признаки, а также те, которые я ранее назвал преходящими, и как вообще могут возникнуть глубоко укоренившиеся наследственные признаки, если они не вызваны внешними влияниями, которым подвергается индивид?

Прежде всего, можно утверждать, что внешние воздействия могут действовать не только на зрелую особь или во время ее развития, но что они могут также действовать в еще более ранний период на зародышевую клетку, из которой она возникает. Можно представить, что такие влияния различного рода могли бы вызывать соответствующие незначительные изменения в молекулярной структуре зародышевой плазмы, и поскольку последняя, согласно нашему предположению, передается от одного поколения к другому, из этого следует, что такие изменения должны быть наследственными.

Не отрицая полностью, что такие влияния могут непосредственно изменять зародышевые клетки, я, тем не менее, полагаю, что они не участвуют в формировании наследственных *индивидуальных* признаков.

Зародышевая плазма или идиоплазма зародышевой клетки (если этот последний термин предпочтительнее), безусловно, обладает чрезвычайно сложной мельчайшей структурой, но, тем не менее, это вещество чрезвычайно стабильно, поскольку оно поглощает питание и быстро растет без малейших изменений в своей сложной молекулярной структуре. С помощью Нагели мы действительно можем с уверенностью утверждать это, хотя и не можем получить никаких прямых знаний о строении зародышевой плазмы. Когда мы знаем, что многие виды сохранялись неизменными на протяжении тысячелетий, мы имеем перед собой доказательство того, что их зародышевая плазма сохраняла точно такую же молекулярную структуру в течение

всего периода. Я могу напомнить читателю, что возраст многих забальзамированных тел священных египетских животных, должно быть, составляет четыре тысячи лет и что эти виды идентичны тем, которые сейчас существуют в той же местности. Теперь, поскольку количество зародышевой плазмы, содержащееся в одной зародышевой клетке, должно быть очень малым, и поскольку только очень малая часть может оставаться неизменной, когда зародышевая клетка развивается в организм, из этого следует, что у каждого индивидуума должен происходить огромный рост этой маленькой части, поскольку следует помнить, что каждый индивидуум производит тысячи зародышевых клеток. Поэтому не будет преувеличением сказать, что в течение четырех тысяч лет рост зародышевой плазмы у египетского ибиса или крокодила, должно быть, был весьма значительным. Но у животных и растений, населяющих Альпы и крайний север, мы имеем примеры видов, которые оставались неизменными в течение гораздо более длительного периода, а именно. за время, прошедшее между окончанием ледниковой эпохи и нашими днями. Следовательно, у таких организмов рост зародышевой плазмы должен был быть еще более значительным.

Если, тем не менее, молекулярная структура зародышевой плазмы осталась точно такой же, это вещество не может быть легко модифицировано, и вероятность того, что в его молекулярной структуре произойдут мельчайшие изменения под действием тех мельчайших временных изменений в питании, которым подвергаются зародышевые клетки вместе со всеми другими частями организма, очень мала. Скорость роста зародышевой плазмы, безусловно, будет варьироваться, но на ее структуру это вряд ли повлияет по вышеупомянутым причинам, а также потому, что воздействия в основном непостоянны и проявляются иногда в одном, а иногда и в другом направлении.

Следовательно, наследственные индивидуальные различия должны происходить из какого-то другого источника.

Я полагаю, что такой источник следует искать в форме размножения, посредством которого размножается подавляющее большинство существующих организмов, а именно. при половом, или, как называет это Геккель, амфигонном размножении.

Хорошо известно, что этот процесс заключается в слиянии двух различных зародышевых клеток или, возможно, только их ядер. Эти зародышевые клетки содержат зародышевую субстанцию, зародышевую плазму, и она, опять же, благодаря своей специфической молекулярной структуре, является носителем наследственных тенденций организма, из которого произошла зародышевая клетка. Таким образом, при амфигонном размножении как бы сочетаются две группы наследственных тенденций. Я рассматриваю это сочетание как причину наследственных индивидуальных признаков, и я верю, что выработка таких признаков является истинным значением амфигонического размножения. Целью этого процесса является создание тех индивидуальных различий, которые образуют материал, из которого естественный отбор производит новые виды.

На первый взгляд этот вывод кажется очень поразительным и почти невероятным, потому что мы, напротив, склонны полагать, что продолжающееся сочетание существующих различий, которое подразумевается самим существованием амфигонного размножения, не может привести к их усилению, а скорее к их уменьшению и постепенному стиранию. Действительно, уже было высказано мнение, что отклонения от определенного типа быстро уничтожаются в результате операции полового размножения. Такое мнение может быть верным в отношении

конкретных характеров, потому что отклонения от определенного типа происходят в таких редких случаях, что они не могут устоять перед большим количеством нормальных индивидуумов. Но иначе обстоит дело с теми мельчайшими различиями, которые характерны для индивидов, потому что каждый индивид обладает ими, хотя и разного рода и степени. Исчезновение таких различий могло бы произойти только в том случае, если бы несколько особей составляли целый вид; но число особей, которые вместе представляют вид, не только очень велико, но и вообще не поддается исчислению. Скрещивание между всеми особями невозможно, и, следовательно, стирание индивидуальных различий также невозможно.

Чтобы объяснить эффекты полового размножения, мы прежде всего рассмотрим, что происходит при моногенном или однополном размножении, которое на самом деле происходит у партеногенетических организмов. Давайте представим себе индивидуума, производящего зародышевые клетки, каждая из которых может сама по себе развиться в новую особь. Если мы затем предположим, что вид состоит из абсолютно идентичных особей, то из этого следует, что их потомки также должны оставаться идентичными на протяжении любого числа поколений, если мы пренебрегаем преходящими, не передающимися по наследству особенностями, вызванными различиями в пище и других внешних условиях.

Хотя особи такого вида могли бы на самом деле отличаться, потенциально они были бы идентичны: в зрелом состоянии они могли бы отличаться, но они должны были быть идентичны по происхождению. Зародыши всех из них должны содержать совершенно одинаковые наследственные тенденции, и если бы их развитие могло происходить в совершенно одинаковых условиях, были бы получены идентичные особи.

Давайте теперь предположим, что особи такого вида, воспроизводящие себя моногонным процессом и, следовательно, без скрещивания, различаются не только переходными, но и наследственными признаками. Если бы это было так, каждый индивид производил бы потомков, обладающих теми же наследственными различиями, которые были характерны для него самого; и, таким образом, от каждого индивида происходил бы ряд поколений, отдельные особи которых были бы потенциально идентичны друг другу и своему первому предку. Следовательно, одни и те же индивидуальные различия повторялись бы снова и снова в каждом последующем поколении, и даже если бы все потомки дожили до того, чтобы воспроизвести себя, в конце концов групп потенциально идентичных особей было бы ровно столько, сколько было отдельных особей в начале.

Подобные случаи на самом деле происходят у многих видов, у которых половое размножение было полностью заменено партеногенетическим методом, как у многих видов *цинипов* и у некоторых низших ракообразных. Но все это отличается от нашего гипотетического случая в одном важном отношении; все потомки всегда не могут достичь зрелости и воспроизвести себя. Подавляющее большинство потомков обычно погибает на ранней стадии, и для продолжения рода остается примерно столько же, сколько достигло зрелости в предыдущем поколении.

Теперь мы должны рассмотреть, может ли такой вид быть подвержен действию естественного отбора. Давайте возьмем случай насекомого, живущего среди зеленых листьев и обладающего зеленой окраской в качестве защиты от обнаружения его врагами. Мы предположим, что наследственные индивидуальные различия состоят из различных оттенков зеленого. Давайте далее предположим, что внезапное вымирание его пищевого растения вынудило этот вид искать другое растение с несколько иным оттенком зеленого. Ясно, что такое насекомое не

было бы полностью адаптировано к новой среде обитания. Следовательно, он был бы вынужден, образно говоря, попытаться привести свой цвет в более тесную гармонию с цветом нового пищевого растения, иначе возросшие шансы обнаружения, предоставляемые его врагами, привели бы к его медленному, но верному вымиранию.

Очевидно, что такой вид был бы совершенно неспособен произвести требуемую адаптацию, поскольку *ex hypothesi* его наследственные вариации остаются неизменными одно поколение за другим. Таким образом, если требуемый оттенок зеленого ранее не присутствовал, как одно из первоначальных индивидуальных различий, он не мог быть получен в любое время. Если, однако, мы предположим, что такой цвет существовал ранее у определенных особей, то из этого следует, что особи с другими оттенками зеленого были бы постепенно истреблены, в то время как выжил бы только первый. Но этот процесс не был бы адаптацией в смысле, используемом в теории естественного отбора. Это действительно был бы процесс отбора, но он мог бы стать не более чем началом того процесса, который мы называем естественным отбором. Если бы последнее могло выдвинуть на первый план только существующие признаки, оно не стоило бы особого внимания, поскольку никогда не смогло бы породить новый вид. Вид никогда с самого начала не включает особей, отклоняющихся от определенного типа так сильно, как отклоняются от него особи наиболее близкородственных видов. И еще менее возможно было бы объяснить, исходя из такого принципа, происхождение всего органического мира; ибо, если это было бы так, все существующие виды были бы включены как вариации первого вида. Естественный отбор должен быть способен на бесконечно большее, чем это, если он должен иметь какое-либо значение как принцип развития. Он должен быть способен накапливать мельчайшие существующие различия в требуемом направлении и, таким образом, создавать новые признаки. В нашем примере он должен быть способен, сохранив особей с окраской, наиболее близкой к требуемому оттенку, вести их потомков вперед через последовательные стадии к полной гармонии окраски.

Но такой результат совершенно недостижим при бесполом способе размножения: другими словами, естественный отбор в истинном значении этого термина, а именно. процесс, который мог бы привести к появлению новых признаков описанным выше способом, невозможен для вида, размножающегося бесполом размножением.

Если бы можно было показать, что чисто партеногенетический вид трансформировался в новый, такое наблюдение доказало бы существование какой-то силы трансформации, отличной от процессов отбора, поскольку новые виды не могли быть созданы этими последними. Как уже объяснялось, единственный отбор, который был бы возможен для такого вида, привел бы к выживанию одной группы особей и к вымиранию всех остальных. Таким образом, в нашем примере выжила бы только та группа особей, предки которой изначально обладали соответствующим окрасом. Но если бы выжила только одна группа, из этого следует, что у вида исчезли бы все наследственные индивидуальные различия, поскольку члены такой единственной группы идентичны друг другу и своим первоначальным предкам. Таким образом, мы приходим к выводу, что моногонное размножение никогда не может вызвать наследственную индивидуальную изменчивость, но, с другой стороны, оно, весьма вероятно, приведет к ее полному подавлению.

Но с половым размножением дело обстоит совсем иначе. Когда у вида, размножающегося с помощью этого процесса, начинают проявляться индивидуальные различия, единообразие

среди его особей уже никогда не может быть достигнуто. Поскольку это далеко не так, различия должны даже увеличиваться в течение поколений, на самом деле не в интенсивности, а в количестве, поскольку постоянно будут возникать новые комбинации индивидуальных признаков.

Опять же, если предположить существование ряда особей, отличающихся друг от друга несколькими наследственными индивидуальными признаками, из этого следует, что ни одна особь второго поколения не может быть идентична какой-либо другой. Все они должны отличаться не только фактически, но и потенциально, поскольку их различия существуют в самом начале развития и зависят не только от случайных условий, в которых они живут. Более того, ни один из потомков не может быть идентичен ни одному из предков, ибо каждый из первых объединяет в себе наследственные тенденции двух родителей, и поэтому его организм является как бы компромиссом между двумя тенденциями развития. Точно так же в третьем поколении наследственные тенденции двух особей второго поколения вступают в комбинацию. Но поскольку зародышевая плазма последнего не простая, а состоит из двух индивидуально отличных видов зародышевой плазмы, из этого следует, что особь третьего поколения представляет собой компромисс между четырьмя различными наследственными тенденциями. В четвертом поколении - восемь; в пятом - шестнадцать; в шестом - тридцать две различные наследственные тенденции должны объединиться, и каждая из них даст о себе знать в большей или меньшей степени в той или иной части будущего организма. Таким образом, к шестому поколению появится большое количество разнообразных комбинаций индивидуальных признаков предков, комбинаций, которые никогда не существовали раньше и которые никогда не смогут возникнуть снова.

Мы не знаем, через какое количество поколений специфические наследственные тенденции первого поколения могут дать о себе знать. Однако многие факты, по-видимому, указывают на то, что это число велико, и оно, во всяком случае, больше шести. Если вспомнить, что в десятом поколении один зародыш содержит 1024 различных зародышевых плазмы с присущими им наследственными тенденциями, становится совершенно ясно, что продолжение полового размножения никогда не может привести к повторному появлению точно такой же комбинации, но всегда должны возникать новые.

Новые комбинации тем более вероятны, что различные идиоплазмы, составляющие зародышевую плазму в зародышевых клетках любого индивидуума, присутствуют в разной степени интенсивности в разное время его жизни; другими словами, интенсивность составляющих идиоплазм зависит от времени. Этот вывод следует из того факта, что дети от одних и тех же родителей никогда не бывают полностью идентичными. У одного ребенка могут преобладать черты отца, у другого - матери, у третьего - дедушки или прабабушки.

Таким образом, мы приходим к выводу, что даже в нескольких поколениях, произведенных половым путем, должно возникнуть большое количество хорошо заметных особей: и это было бы справедливо даже для поколений, происходящих от нашего гипотетического вида, предположительно не имеющего предков и характеризующегося небольшим количеством индивидуальных различий. Но, конечно, организмы, размножающиеся половым путем, никогда не лишены предков, и если эти последние также размножались половым способом, то отсюда следует, что каждое поколение каждого полового вида находится на стадии, которую мы ранее предположили для десятого или какого-то гораздо более позднего поколения гипотетического

вида. Другими словами, каждый индивид обладает максимумом наследственных склонностей и бесконечным разнообразием возможных индивидуальных признаков (см. Приложение VI, стр.326).

Таким образом, мы можем объяснить происхождение наследственной индивидуальной изменчивости в том виде, в каком она известна у человека и высших животных, и в том виде, в каком это требуется для теории, объясняющей трансформацию видов посредством естественного отбора.

Прежде чем продолжить, я должен попытаться ответить на вопрос, который, очевидно, напрашивается сам собой. Ради аргументации я предположил существование первого поколения, индивидуумы которого уже характеризовались индивидуальными различиями. Можем ли мы найти какое-либо объяснение этим последним, или мы вынуждены принимать их как должное, без каких-либо попыток исследовать их происхождение? Если мы откажемся от этого исследования, мы никогда не сможем достичь полного решения проблем наследственности и изменчивости. Мы, правда, показали, что наследственные различия, когда они однажды проявились, должны были бы посредством полового размножения развиваться в разнообразные формы, которые действительно существуют; но этот вывод не дает нам объяснения источника, из которого произошли такие различия. Если внешние условия, действующие непосредственно на организм, могут вызвать только временные (т. е. ненаследственные) различия в последнем, и если, с другой стороны, внешние воздействия, действующие на зародышевую клетку, могут вызвать изменение в ее молекулярной структуре только после воздействия в течение очень длительных периодов, то, по-видимому, мы исчерпали все возможные источники наследственных различий, не придя к какому-либо удовлетворительному объяснению.

Однако я полагаю, что объяснение можно дать. Происхождение наследственной индивидуальной изменчивости действительно не может быть найдено у высших организмов — многоклеточных и Metaphyta; но его следует искать у низших — одноклеточных организмов. В этих последних не существует различия между клеткой тела и зародышевой клеткой. Такие организмы размножаются делением, и поэтому, если какой-либо из них в ходе своей жизни изменяется под каким-либо внешним воздействием и таким образом приобретает индивидуальный характер, метод размножения гарантирует, что приобретенная особенность будет передана его потомкам. Если бы, например, простейший, постоянно борясь с механическим воздействием течений в воде, приобрел несколько более плотную и сопротивляющуюся протоплазму или приобрел способность прилипать сильнее, чем другие особи его вида, рассматриваемая особенность была бы непосредственно передана двум его потомкам, поскольку последние поначалу представляют собой не что иное, как две половины первого. Отсюда следует, что каждая модификация, появляющаяся в течение его жизни, каждый индивидуальный признак, как бы он ни возник, обязательно должен быть непосредственно передан двум потомкам одноклеточного организма.

Пианист, которого я уже использовал в качестве иллюстрации, может путем практики развить мышцы своих пальцев таким образом, чтобы обеспечить высочайшую ловкость и силу; но такой эффект был бы совершенно преходящим, поскольку он зависит от модификации местного питания, которое было бы неспособно вызвать какие-либо изменения в молекулярной структуре зародышевых клеток и, следовательно, не могло бы оказать никакого воздействия на

потомство. И даже если мы допустим, что некоторые изменения могут быть вызваны в зародышевых клетках, шансы были бы бесконечно малы против получения соответствующего эффекта, а именно. такое изменение, которое привело бы к развитию у ребенка приобретенных родительских качеств.

Однако у низших одноклеточных организмов дело обстоит совершенно иначе. Здесь родитель и потомок по-прежнему, в определенном смысле, одно и то же: потомок - это часть, а обычно и половина, родителя. Следовательно, если на особей одноклеточного вида воздействует какое-либо из различных внешних воздействий, то у них неизбежно возникнут наследственные индивидуальные различия; и фактически бесспорно, что таким образом в этих организмах производятся изменения и что возникающие в результате признаки передаются. Было непосредственно замечено, что индивидуальные различия действительно имеют место у одноклеточных организмов — различия в размере, цвете, форме и количестве или расположении ресничек. Следует признать, что до сих пор мы не уделяли этому вопросу достаточного внимания, и, более того, наши лучшие микроскопы являются лишь очень грубыми средствами наблюдения, когда мы имеем дело с такими мельчайшими организмами. Тем не менее мы не можем сомневаться в том, что особи одного и того же вида не являются абсолютно идентичными.

Таким образом, мы приходим к выводу, что конечная причина наследственных индивидуальных различий кроется в непосредственном действии внешних воздействий на организм. Наследственная изменчивость, однако, не может возникать таким образом на каждой стадии органического развития, как биологи до сих пор были склонны полагать. Оно может возникнуть только у низших одноклеточных организмов; и когда однажды они достигли индивидуальных различий, оно с необходимостью перешло к высшим организмам, когда они впервые появились. Одновременно с появлением полового размножения увеличивались и множились наследственные различия, образуя постоянно меняющиеся комбинации.

Половое размножение также может увеличить различия между особями, потому что постоянное скрещивание обязательно и неоднократно должно приводить к сочетанию сил, которые стремятся в одном направлении и которые могут определять строение любой части тела. Если, например, одна и та же часть тела сильно развита у обоих родителей, опыт заводчиков говорит нам, что рассматриваемая часть, вероятно, будет развита еще сильнее у потомства; и что слаборазвитые части таким же образом будут иметь тенденцию становиться еще слабее. Следовательно, амфигонное размножение гарантирует, что каждый признак, подверженный индивидуальным колебаниям, должен проявляться у многих особей с повышенной степенью развития, у многих других - с развитием ниже нормы, в то время как у еще большего числа особей будет достигнуто среднее развитие. Такие различия дают материал, с помощью которого естественный отбор способен усиливать или ослаблять каждый признак в соответствии с потребностями вида. Удаляя менее приспособленных особей, естественный отбор увеличивает вероятность выгодного скрещивания в последующих поколениях.

Каждый должен признать, что если бы существовал вид, имеющий лишь небольшое количество индивидуальных различий, проявляющихся в различных частях тела разных особей, то числоразличий увеличивалось бы с каждым поколением, производимым половым путем, до тех пор, пока все части, в которых происходили вариации, не приобрели бы особый характер у всех особей.

Более того, половое размножение не только увеличивает количество существующих различий, но и приводит их к новым сочетаниям, и это последнее следствие столь же важно, как и первое.

Первое следствие едва ли может проявиться у какого-либо из существующих видов, потому что у них каждая часть уже обладает своим особым характером у всех особей. Второе следствие, однако, более важно, а именно. образование новых комбинаций индивидуальных признаков путем полового размножения; ибо, как уже указывал Дарвин, мы должны представить себе, что в процессе размножения изменяются не только отдельные признаки, но, вероятно, одновременно изменяются несколько, а может быть, и очень много признаков. Нет двух видов, какими бы близкими они ни были, отличающихся друг от друга только по одному признаку. Даже наше зрение, которое ни в коем случае не достигло высшей ступени развития, всегда может обнаружить несколько, а часто и очень много точек различия; и если бы мы обладали способностями, необходимыми для проведения абсолютно точного сравнения, мы, вероятно, обнаружили бы, что у двух почти родственных видов все по-разному.

Верно, что большое количество этих различий зависит от корреляции, но другие должны зависеть от одновременных первичных изменений.

Крупную бабочку (*Kallima paralecta*), обитающую в лесах Восточной Индии, часто описывают в положении покоя как почти в точности напоминающую увядший лист; сходству в окраске способствуют отметины, имитирующие жилкование листа. Эти отметины состоят из двух частей, верхняя из которых находится на передних крыльях, а нижняя - на задних. Следовательно, бабочка в состоянии покоя должна удерживать крылья в таком положении, чтобы две части каждой метки точно соответствовали друг другу, ибо в противном случае знак не имел бы ценности; и на самом деле крылья удерживаются в соответствующем положении, хотя бабочка, конечно, не осознает, что она делает. Следовательно, в мозгу насекомого должен существовать механизм, который заставляет его принимать такое положение, и ясно, что этот механизм не мог развиваться до того, как бабочке стала выгодна особая манера держать крылья, а именно до того, как впервые появилось сходство с листом. И наоборот, это последнее сходство не могло развиваться до тех пор, пока бабочка не приобретет привычку держать свои крылья в соответствующем положении. Следовательно, оба признака, должно быть, возникли одновременно и, должно быть, увеличивались бок о бок: маркировка прогрессировала от несовершенной до очень близкого сходства, в то время как положение крыльев постепенно приближалось к тому, которое было в точности соответствующим. Развитие определенных мельчайших структурных элементов центральной нервной системы и соответствующее распределение окраски крыльев, должно быть, происходили одновременно, и для продолжения вида были отобраны только те особи, которые обладали благоприятными вариациями в обоих этих направлениях.

Однако очевидно, что половое размножение легко обеспечивает такие сочетания требуемых признаков, поскольку с его помощью у одного и того же индивидуума постоянно соединяются самые разнообразные черты, и это, как мне кажется, является одним из его наиболее важных результатов.

Я не знаю, какое значение можно приписать половому размножению, кроме создания наследственных индивидуальных признаков для формирования материала, над которым может работать естественный отбор. Половое размножение настолько универсально для всех классов многоклеточных организмов, и природа так редко отклоняется от него, что оно обязательно

должно иметь первостепенное значение. Если верно, что новые виды образуются в результате процессов отбора, то из этого следует, что развитие всего органического мира зависит от этих процессов, и роль, которую амфигония должна играть в природе, делая возможным отбор среди многоклеточных организмов, не только важна, но и имеет самое высокое значение, какое только можно вообразить.

Но когда я утверждаю, что смысл полового размножения состоит в том, чтобы сделать возможной трансформацию высших организмов посредством естественного отбора, такое утверждение не эквивалентно утверждению, что половое размножение изначально возникло для достижения этой цели. Эффекты, которые сейчас вызывает половое размножение, не составляли причин, приведших к его первому появлению. Половое размножение возникло до того, как оно могло привести к наследственной индивидуальной изменчивости. Следовательно, его первое появление должно было иметь какую-то другую причину; но природа этой причины вряд ли может быть определена с какой-либо степенью уверенности или точности на основании фактов, с которыми мы в настоящее время знакомы. Однако будет обнаружено, что общее решение проблемы заключается в конъюгации одноклеточных организмов, которая является предшественником истинного полового размножения. Слияние двух одноклеточных особей, представляющее собой простейшую и, следовательно, вероятно, наиболее примитивную форму конъюгации, должно оказывать какое-то непосредственное благотворное воздействие на вид, у которого оно происходит.

Относительно природы этих полезных эффектов могут быть сделаны различные предположения, и будет полезно подробно рассмотреть некоторые из тех предложений, которые были выдвинуты. Выдающиеся биологи, такие как Виктор Хенсен^[185] и Эдуард ван Бенеден^[186], считают, что конъюгацию и вообще половое размножение следует рассматривать как 'возрождение жизни'. Бютчли также принимает эту точку зрения, во всяком случае, в том, что касается спаривания. Эти авторитеты воображают, что удивительные явления жизни, первопричина которых до сих пор остается неразрешенной проблемой, не могут продолжаться бесконечно под действием сил, возникающих внутри них самих, что часовой механизм будет остановлен через более или менее продолжительное время, что размножение чисто бесполой организмов прекратится, подобно тому, как жизнь индивидуума в конце концов подходит к концу, или как пружина останавливается из-за трения, и для продолжения ее движения требуется новый импульс. Для того чтобы размножение могло продолжаться без перерыва, эти авторы полагают, что необходимо омоложение живой субстанции, что часовой механизм размножения должен быть заведен заново; и они признают такое омоложение в половом размножении и в конъюгации, или, другими словами, в слиянии двух клеток, будь то в форме зародышевых клеток или двух одноклеточных организмов.

Edouard van Beneden expresses this idea in the following words:—'Il semble que la faculté que possèdent les cellules, de se multiplier par division soit limitée: il arrive un moment où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieurement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes les seules cellules capables d'être rajeunies sont les œufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatozoïdes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur échappe à la mort' (l. c., p. 405). Виктор Хенсен считает возможным, что зародыш и его продукты предотвращаются от гибели посредством нормального оплодотворения: он говорит, что закон, гласящий, что каждая яйцеклетка должна

быть оплодотворена, был сформулирован до открытия партеногенеза и теперь не может быть поддержан, но, тем не менее, мы вынуждены предположить, что даже наиболее полностью партеногенетический вид требует оплодотворения через много поколений (l. c., стр. 236).

Если тщательно изучить теорию омоложения, то окажется, что это не что иное, как выражение того факта, что половое размножение продолжается без каких-либо установленных пределов. Однако из факта его повсеместного распространения делается вывод, что бесполое размножение не могло сохраняться бесконечно как единственный способ размножения у любого вида животных. Но доказательств в поддержку этого мнения недостаточно, и весьма вероятно, что оно никогда бы не было выдвинуто, если бы было возможно объяснить общее явление полового размножения каким—либо другим способом, - если бы мы были в состоянии приписать какое-либо другое значение этому в высшей степени важному процессу.

Но, помимо того факта, что невозможно привести никаких доказательств, теория омоложения кажется мне неудовлетворительной и в других отношениях. Вся концепция омоложения, хотя и очень остроумная, имеет в себе что-то неопределенное, и ее вряд ли можно привести в соответствие с обычным представлением о жизни, основанной на физических и механических силах. Как может кто-либо представить себе, что инфузория, которая из-за продолжающегося деления утратила свою способность к размножению, могла бы восстановить эту способность, сформировав новую особь после слияния с другой инфузорией, которая точно так же стала неспособной к делению? Дважды ничто не может составить одно целое. Если бы мы действительно могли предположить, что каждое животное обладает половиной энергии, необходимой для размножения, то оба вместе, несомненно, образовали бы эффективное целое; но вряд ли возможно применить термин "омоложение" к процессу, который является простым дополнением, таким, который был бы достигнут при других обстоятельствах простым ростом; пренебрегая, на сейчас, тем фактором, который, по моему мнению, имеет первостепенное значение при конъюгации, — слиянием двух наследственных тенденций. Если омоложение вообще имеет какое—либо значение, то оно должно заключаться в том, что с его помощью приводится в действие сила, которая ранее не существовала в спаривающихся особях. Такая сила, однако, была бы обязана своим существованием скрытой энергии, накопленной в каждом отдельном животном в период бесполого размножения, и такие скрытые силы обязательно были бы различной природы и такого строения, что их объединение в момент спаривания дало бы начало активной силе размножения.

Этот процесс, возможно, можно сравнить с полетом двух ракет, которые за счет сгорания некоторого запасенного в них взрывчатого вещества (такого как нитроглицерин) движутся в таком направлении, что они встретятся в конце своего пути, когда весь нитроглицерин будет полностью израсходован. После этого передвижение подошло бы к концу, если бы тем временем не удалось обновить взрывчатый материал. Теперь предположим, что такое обновление было достигнуто образованием азотной кислоты в одной из ракет и глицерина в другой, так что при их соприкосновении нитроглицерин образовался бы заново, равный по количеству и распределению на обеих ракетах тому, который присутствовал первоначально. Таким образом, движение возобновлялось бы снова и снова с той же скоростью и могло бы продолжаться вечно.

Омоложение можно сделать понятным в теории с помощью какой-нибудь подобной метафоры, но при строгом применении этой метафоры к фактам дела возникают значительные трудности.

Во-первых, как возможно, что движущая сила может быть исчерпана непрерывным разделением, в то время как один из ее компонентов формируется заново в том же теле и в то же время? При тщательном изучении становится ясно, что потеря способности к делению вытекает из потери способностей к ассимиляции, питанию и росту. Как возможно, что такая сила может быть ослаблена и, в конце концов, полностью утрачена в то время, как накапливается один из ее компонентов?

Я полагаю, что вместо того, чтобы принимать такие смелые предположения, лучше удовлетвориться простой концепцией живой материи, обладающей в качестве атрибутов способностью к неограниченной ассимиляции и размножению. Согласно такой теории, простая форма размножения, будь то половое или бесполое, не будет иметь никакого влияния на продолжительность способности, поскольку сила и материя увеличиваются одновременно и в этом, как и во всех других случаях, неразрывно связаны. Эта теория, однако, не исключает возможного возникновения обстоятельств, при которых в такой ассоциации больше нет необходимости.

Я мог бы согласиться принять гипотезу омоложения только в том случае, если бы была абсолютная уверенность в том, что размножение путем деления никогда и ни при каких обстоятельствах не могло продолжаться бесконечно. Но это не может быть доказано с большей уверенностью, чем обратное утверждение, и, следовательно, что касается прямого доказательства, факты одинаково неопределенны с обеих сторон. Гипотезе омоложения, однако, противостоит факт партеногенеза; ибо, если оплодотворение каким-либо образом обладает значением омоложения и зависит от объединения двух различных форм силы и материи, которые, таким образом, производят способность к размножению, из этого следует, что мы не можем понять, как это происходит, что одна и та же способность к размножению может иногда вырабатываться из одной формы материи, отдельно и без посторонней помощи. Рассуждая логически, партеногенез должен быть столь же невозможен, как и то, что либо азотная кислота, либо глицерин должны по отдельности вызывать эффект нитроглицерина. Действительно, было высказано предположение, что в случае партеногенеза одного оплодотворения достаточно для целого ряда поколений, но это предположение не только не поддается доказательству, но ему противоречит тот факт, что определенные яйцеклетки, которые могут развиваться партеногенетически, также способны к оплодотворению. Если бы в этом случае способность к размножению была достаточной для развития, как получилось, что яйцеклетка также способна к оплодотворению; а если бы этой способности было недостаточно, как получилось, что яйцеклетка могла развиваться партеногенетически? И все же одно и то же яйцо (у пчелы) может развиваться в новую особь, с оплодотворением или без него. Мы не можем избежать этой дилеммы, сделав дальнейшее предположение, которое также не поддается доказательству, что для развития особи мужского пола требуется меньшее количество репродуктивной силы, чем для развития особи женского пола. Это правда, что из неоплодотворенных яиц пчелы получаются особи мужского пола, в то время как из оплодотворенных развиваются самки, но у некоторых других видов справедлива обратная связь, в то время как у других, опять же, оплодотворение не имеет отношения к полу потомства.

Хотя простого факта, что партеногенез вообще происходит, на мой взгляд, достаточно, чтобы опровергнуть теорию омоложения, хорошо помнить, что партеногенез в настоящее время является единственным методом размножения у многих видов (хотя мы не знаем, в течение какого периода времени сохранялись эти условия), и, тем не менее, без какого-либо заметного снижения фертильности.

Из всех этих соображений мы можем сделать вывод, что процесс омоложения, описанный выше, не может быть принят ни как существующее, ни как первоначальное значение сопряжения, и естественно возникает вопрос о том, каким другим значением этот последний процесс мог обладать в своем первом начале.

Рольф^[187] выразил мнение, что конъюгация - это форма питания, так что две конъюгирующие особи как бы пожирают друг друга. Съенковский^[188] также рассматривает сопряжение как просто 'ускоренную' ассимиляцию. Однако существует не только существенное различие, но и прямой контраст между процессами конъюгации и питания. Что касается точки зрения Съенковского, Хенсен^[189] хорошо сказал, что 'слияние само по себе не может быть ускоренным питанием, потому что даже если мы признаем, что оба индивидуума нуждаются в питании, невозможно, чтобы потребность могла быть удовлетворена этим процессом, если только один из них не погибнет и не будет действительно съеден'. Для того чтобы животное могло служить пищей другому, оно должно погибнуть, должно быть приведено в жидкую форму и, наконец, должно быть ассимилировано. Однако в рассматриваемом нами случае два протоплазматических тела располагаются бок о бок и сливаются, при этом ни одно из них не переходит в жидкое состояние. Две идиоплазмы соединяются вместе со всеми заложенными в них наследственными тенденциями; но хотя несомненно, что питание в собственном смысле этого слова не может иметь места, потому что ни одно из животных не получает добавку жидкой пищи путем слияния, все же последствия этого процесса должны быть в одном отношении аналогичны последствиям питания и роста: масса тела и количество содержащихся в нем сил подвергаются одновременному увеличению. Не исключено, что таким образом становятся возможными эффекты, которые при особых обстоятельствах, приводящих к сопряжению, не могли быть получены иным способом.

Я полагаю, что это, во всяком случае, направление, в котором нам придется искать первое значение сопряжения и его филогенетическое происхождение. Этот первый результат и значение конъюгации можно условно выразить следующей формулой: —конъюгация первоначально означала укрепление организма в связи с размножением, которое происходило, когда по какой-либо внешней причине, такой как недостаток кислорода, тепла или пищи, рост особи до степени, необходимой для размножения, не мог иметь места.

Это объяснение не следует рассматривать как эквивалентное тому, которое дает теория омоложения; ибо последний процесс, как говорят, необходим для продолжения размножения и, следовательно, должен периодически происходить совершенно независимо от внешних обстоятельств; в то время как согласно моей теории, спаривание сначала происходило только при неблагоприятных условиях и помогало виду преодолевать такие трудности.

Но каким бы ни было первоначальное значение сопряжения, оно, по-видимому, уже стало подчиненным у высших простейших, на что указывают изменения в ходе этого процесса. Высшие простейшие при конъюгации, как правило, не сливаются полностью и надолго^[190] мне

кажется возможным или даже вероятным, что у первых процесс уже приобрел полное значение полового размножения и должен рассматриваться как источник изменчивости.

Так это или нет, я полагаю несомненным, что половое размножение не могло быть полностью прекращено ни в один период с тех пор, как впервые возникли многоклеточные и Metaphyta, поскольку они унаследовали эту форму размножения от своих одноклеточных предков.

Мы знаем, что органы и признаки, сохранившиеся в течение долгого ряда поколений, передаются с чрезвычайной стойкостью, даже когда они перестали приносить какую-либо прямую пользу своим непосредственным обладателям. Рудиментарные органы у различных животных, и не в последнюю очередь у человека, дают очень веские доказательства обоснованности этого вывода. Другой пример был обнаружен совсем недавно в шестом пальце, который, как было показано, существует у эмбриона человека^[191], часть, которая присутствовала только в рудиментарной форме с момента возникновения амфибий^[192]. Лишние органы становятся рудиментарными очень медленно, и должны пройти огромные периоды, прежде чем они полностью исчезнут, в то время как чем старше признак, тем прочнее он укореняется в организме. То, что я выше назвал физическим строением вида, основано на этих фактах, и от них зависит *ансамбль* унаследованных признаков, которые приспособляются друг к другу и сплетаются в гармоничное целое. Именно эта специфическая природа организма заставляет его реагировать на внешние воздействия способом, отличным от того, которому следует любой другой организм, что предотвращает его изменение каким-либо образом, кроме как по определенным линиям вариации, хотя они могут быть очень многочисленными. Кроме того, эти факты гарантируют, что признаки не могут быть взяты случайным образом из строения вида и заменены другими. Такая вариация, как отсутствие у млекопитающего прочной оси позвоночника, невозможна не только потому, что позвоночник необходим как опора для тела, но главным образом потому, что эта структура была унаследована с незапамятных времен и настолько укоренилась в организации млекопитающих, что любые вариации, столь значительные, что угрожали самому его существованию, теперь не могут иметь места. Изложенный здесь взгляд на происхождение наследственной изменчивости путем амфигонического размножения ясно показывает, что организм находится в состоянии непрерывных колебаний только, так сказать, на поверхности, в то время как фундаментальные части его конституции, унаследованные из чрезвычайно отдаленных периодов, остаются незатронутыми.

Таким образом, само половое размножение не прекратилось после того, как оно существовало в форме спаривания в бесчисленных поколениях огромного числа видов, которые были включены в категорию простейших; оно не прекратилось даже тогда, когда его первоначальное физиологическое значение полностью или частично утратило свою значимость. Этот процесс, однако, приобрел новое значение, которое обеспечивало его продолжение в виде огромного преимущества, предоставляемого виду способностью приспосабливаться к новым условиям жизни, способностью, которая могла быть сохранена только с помощью этого метода размножения. Образование новых видов, которое среди низших простейших могло быть достигнуто без амфигонии, могло быть достигнуто только посредством этого процесса у Metazoa и Metaphyta. Только таким образом могли возникнуть и сохраниться наследственные индивидуальные различия. Исчезновение амфигонии было невозможно, поскольку каждый вид, у которого она сохранилась, неизбежно превосходил те, у которых она была утрачена, и должен был со временем заменить их; ибо только первый мог приспособиться к постоянно

меняющимся условиям жизни, и чем дольше продолжалось половое размножение, тем прочнее оно неизбежно накладывало отпечаток на конституцию вида и тем труднее становилось его исчезновение.

Тем не менее, в некоторых случаях половое размножение было утрачено, хотя поначалу только в определенных поколениях. Таким образом, у *тлей* и у многих низших ракообразных поколения с партеногенетическим размножением чередуются с другими, которые размножаются половым путем. Но в большинстве случаев ясно, что эта частичная утрата амфигонии давала виду значительные преимущества, предоставляя повышенные возможности для поддержания существования. Посредством частичного партеногенеза можно было бы достичь гораздо более быстрого увеличения численности особей за данное время, и этот факт имеет первостепенное значение для особых условий, при которых существуют эти виды. Вид ракообразных, обитающий в быстро пересыхающих водоемах и развивающийся из зимних яиц, оставшихся высохшими в иле, имеет, как правило, лишь очень короткое время для обеспечения существования последующих поколений. Немногие половые яйца, избежавшие нападений многочисленных врагов, развиваются сразу после первого ливня; животные достигают своего полного размера через несколько дней и размножаются как девственные самки. Их потомки размножаются таким же образом, и таким образом за короткое время образуется почти невероятное количество особей, пока, наконец, снова не образуются половые яйцеклетки. Если теперь водоем снова высохнет, существование колонии обеспечено, поскольку число животных, производящих половые яйца, очень велико, а самих яиц, конечно, гораздо больше, так что, несмотря на разрушительные воздействия, которым они подвергаются, будут все шансы на выживание достаточного количества, чтобы произвести новое поколение в более поздний период. Следовательно, здесь половое размножение было прекращено не случайно или по какой-либо внутренней причине, а как приспособление к определенным потребностям, предъявляемым к организму его окружением.

Однако хорошо известно, что существуют определенные случаи, в которых половое размножение полностью утрачено и в которых партеногенез является единственной формой размножения. В животном мире такое состояние встречается главным образом у видов, близкородственные формы которых демонстрируют вышеупомянутое чередование партеногенеза и амфигонии, а именно, у многих *цинипид* и *тлей*, а также у некоторых пресноводных и морских ракообразных. Мы можем предположить, что эти партеногенетические виды произошли от форм с чередующимися способами размножения путем исчезновения половой фазы.

В любом конкретном случае может быть трудно указать мотив, которым было обусловлено это изменение; но наиболее вероятно, что те же самые условия, которые первоначально вызвали интеркаляцию партеногенетической стадии, были эффективны в том, чтобы вызвать постепенное исчезновение сексуальной стадии. Если бы вид ракообразных с описанным выше переменным методом размножения (гетерогенность) был истреблен своими врагами в большем масштабе, чем раньше, очевидно, что угроза исчезновения вида могла бы быть остановлена достижением соответственно большей степени плодовитости. Такое повышение фертильности вполне могло быть вызвано чистым партеногенезом (см. Приложение V, стр.323), посредством которого количество особей, производящих яйца, во всех предыдущих половых поколениях удвоилось бы.

В определенном смысле это был бы последний и наиболее экстремальный метод, с помощью которого вид мог бы обеспечить себе дальнейшее существование, поскольку в более поздний период ему пришлось бы очень дорого заплатить за этот метод. Если моя теория относительно причин наследственной индивидуальной изменчивости верна, то из этого следует, что все виды с чисто партеногенетическим размножением обязательно вымрут; на самом деле, не из-за какой-либо неспособности соответствовать существующим условиям жизни, а потому, что они неспособны трансформироваться в новые виды или, фактически, приспособиться к каким-либо новым условиям. Такие виды больше не могут быть подвержены процессу естественного отбора, потому что с исчезновением полового размножения они также утратили способность комбинировать и усиливать те наследственные индивидуальные признаки, которыми они обладают.

Все известные нам факты подтверждают этот вывод, поскольку никогда не встречаются целые группы чисто партеногенетических видов или родов, что, несомненно, имело бы место, если бы партеногенез был единственным методом размножения посредством последовательного ряда видов. Мы всегда обнаруживаем его в единичных случаях и при условиях, которые вынуждают заключить, что он стал преобладающим у рассматриваемого вида и не был передан ни от одного из предшествующих видов.

Все еще остается совершенно иной класс фактов, которые, насколько мы можем судить, согласуются с моей теорией относительно значения полового размножения и которые могут быть приведены в ее поддержку. Я имею в виду состояние нефункционирующих органов у видов с партеногенетическим размножением.

При предположении, что приобретенные признаки не могут передаваться — и это составляет основу изложенных здесь взглядов, — органы, которые больше не используются, не могут стать рудиментарными тем прямым и простым способом, каким до сих пор представлялось, что происходит дегенерация. Это правда, что орган, который не выполняет никакой функции, демонстрирует заметное снижение силы и совершенства у индивидуума, который им обладает, но такая приобретенная деградация не передается его потомкам, и поэтому мы должны искать какое-то другое объяснение твердо установленному факту, что органы действительно становятся рудиментарными в течение ряда поколений. В поисках этого объяснения нам придется исходить из предположения, что новые формы не только создаются естественным отбором, но и сохраняются с его помощью. Для того чтобы какая-либо часть тела особи любого вида могла быть сохранена на максимальной степени развития, необходимо, чтобы все особи, обладающие ею в менее совершенной форме, были предотвращены от размножения — они должны погибнуть в борьбе за существование. Я проиллюстрирую это на специальном примере. У видов, которые, подобно хищным птицам^[193], получение пищи зависит от остроты их зрения, все особи с относительно слабым зрением должны быть уничтожены, потому что они потерпят неудачу в борьбе за пищу. Такие птицы погибнут прежде, чем успеют размножиться, и их несовершенное зрение больше не передается. Таким образом, острое зрение хищных птиц поддерживается на максимуме.

Но как только орган становится бесполезным, непрерывный отбор особей, у которых он развит лучше всего, должен прекратиться, и происходит процесс, который я называю *панмиксией*. Когда этот процесс запущен, шанс на самовоспроизведение имеют не только те особи с наиболее развитыми органами, но и те особи, у которых органы развиты менее хорошо. Отсюда следует

смешение всех возможных степеней совершенства, которое с течением времени должно привести к ухудшению среднего развития органа. Таким образом, вид, удалившийся в темные пещеры, неизбежно должен постепенно приобретать менее развитые способности зрения; ибо дефекты в строении глаз, возникающие вследствие индивидуальной изменчивости, не устраняются естественным отбором, но могут передаваться и закрепляться у потомков^[194]. Этот результат тем более вероятен, что другие органы, имеющие значение для жизни вида, получают то, чего лишенный функции орган теряет в размерах и питании. Поскольку на каждой стадии регрессивной трансформации всегда происходят индивидуальные колебания, неизбежно, хотя и очень медленно, будет происходить продолжающееся отклонение от первоначальной степени развития, пока окончательно не исчезнет последний остаток. Насколько непостижимо медленно протекает этот процесс, показывают многочисленные случаи с рудиментарными органами: вышеупомянутый эмбриональный шестой палец человека, или задние конечности китов, погребенные под поверхностью тела, или зародышевые зачатки их зубов. Я полагаю, что сама медлительность, с которой постепенно исчезают лишние функции органов, гораздо лучше согласуется с моей теорией, чем с той, которой придерживались до сих пор. Результат неиспользования органа значителен даже в течение одной индивидуальной жизни, и если бы только малая часть такого результата была передана потомкам, орган неизбежно сократился бы до минимума через сто или, по крайней мере, через тысячу поколений. Но сколько миллионов поколений могло пройти с тех пор, как, например, зубы китовых китов пришли в негодность и были заменены китовым усом! Мы не знаем фактического количества лет, но мы знаем, что весь материал третичных пород был получен из более древних слоев, отложившихся в море, поднятых с тех пор сам по себе в значительной степени был удален в результате денудации.

Теперь, если эта теория относительно причин порчи вышедших из употребления органов верна, из этого следует, что рудиментарные органы могут возникать только у видов с половым размножением и что они не могут быть сформированы у видов, которые воспроизводятся исключительно партеногенетическим методом: ибо, согласно моей теории, изменчивость зависит от полового размножения, в то время как ухудшение состояния органа при неиспользовании зависит от изменчивости не меньше, чем его улучшение при использовании. Таким образом, есть две причины, которые заставляют нас ожидать, что органы, которые больше не используются, останутся невозстановленными у видов с бесполом размножением: во-первых, потому что может присутствовать лишь очень незначительная степень наследственной изменчивости, а именно. такая степень, которая передавалась с того времени, когда предки впервые отказались от полового размножения; и, во-вторых, потому, что даже эти незначительные степени изменчивости не сочетаются, или, другими словами, потому, что панмиксия не может возникнуть.

И факты, по-видимому, указывают в направлении, требуемом теорией, поскольку лишние органы не становятся рудиментарными у партеногенетических видов. Например, насколько показывает мой опыт, *семенной сосуд* не разрушается, хотя он, конечно, совершенно не функционирует, когда установился партеногенез. Я не придаю большого значения тому факту, что психиды и соленобии (роды чешуекрылых, к которым, как показали Зибольд и Лейкарт, относятся виды с партеногенетическим размножением) все еще сохраняют полностью женский половой аппарат, потому что колонии, содержащие самцов, все еще иногда встречаются у этих видов. Хотя в настоящее время большинство колоний состоят исключительно из женщин, случайное появление самцов указывает на тот факт, что однополость большинства из них не могла продолжаться очень долго. Процесс превращения вида из двуполой формы в однополую,

состоящую только из самок, очевидно, неполон и все еще находится в процессе развития. Аналогично обстоит дело с несколькими видами *Cynipidae*, которые размножаются партеногенетическим методом. В этих случаях появление очень небольшой доли самцов является общим правилом и не ограничивается отдельными колониями. Таким образом, Адлер^[195] насчитал 7 самцов и 664 самки в обыкновенных *циниках* розы.

С другой стороны, у некоторых остракод самцов, по-видимому, совершенно не хватает: по крайней мере, я годами тщетно пытался обнаружить их в любой местности или в любое время года^[196].

Cypris vidua и *Cypris reptans* являются такими видами. Теперь, хотя трансформация этих ранее обоеполых видов в чисто однополые самки, по-видимому, завершена^[197], тем не менее, самки все еще обладают большим грушевидным *семенным сосудом* с его длинным спирально закрученным протоком, который окружен толстым железистым слоем. Это тем более примечательно, что аппарат у остракодов очень сложный, и поэтому регрессивные изменения могут быть легко обнаружены. Более того, среди насекомых рода *Chermes семенной сосуд* самок также не восстановлен, хотя самцы, по-видимому, полностью отсутствуют или, по крайней мере, никогда не были найдены, несмотря на объединенные усилия нескольких проникательных наблюдателей^[198]. Совершенно иначе обстоит дело у видов, которые сохраняют как половое, так и партеногенетическое размножение. Таким образом, летние самки *тлей* потеряли *семенной сосуд*; и у этих насекомых половое размножение не прекратилось, а регулярно чередуется с партеногенетическим размножением.

Конечно, это доказательство истинности моей теории относительно значения полового размножения далеко не решает вопроса: оно лишь делает теорию весьма вероятной. В настоящее время невозможно сделать больше, чем это, потому что мы еще не располагаем достаточным количеством фактов, поскольку многие из них нельзя было бы найти до тех пор, пока не была предложена теория. Здесь мы имеем дело со сложными явлениями, в которые мы не можем проникнуть немедленно, а можем достичь этого только постепенно.

Но, тем не менее, я надеюсь показать, что теория естественного отбора ни в коем случае не несовместима с теорией "непрерывности зародышевой плазмы"; и, далее, что, если мы примем эту последнюю теорию, половое размножение предстает в совершенно новом свете: оно приобрело смысл и в определенной степени стало понятным.

Время, когда люди верили, что науку можно продвинуть вперед с помощью простого сбора фактов, давно прошло: мы знаем, что нет необходимости накапливать огромное количество разнообразных фактов или составлять из них как бы каталог; но мы знаем, что необходимо установить факты, которые, будучи сгруппированы вместе в свете теории, позволят нам достичь определенной степени понимания какого-либо природного явления. Чтобы направить наше внимание на те новые факты, которые имеют непосредственное значение, абсолютно необходимо обратиться за помощью к какой-нибудь общей теории для упорядочивания и группировки тех, которыми мы уже располагаем. Это и было моей целью в настоящей работе.

Но, возможно, могут возразить, что эти явления слишком сложны, чтобы подвергаться нападкам в настоящее время, и что нам следует спокойно подождать, пока более простые явления не будут разложены на их составляющие. Можно спросить, не окажутся ли хлопоты и

труд, связанные с попыткой решить такие вопросы, как наследственность или трансформация видов, напрасными.

Это правда, что мы иногда встречаемся с подобными мнениями, но я полагаю, что они основаны на неправильном понимании метода, которому человечество всегда следовало в исследовании природы, и который, следовательно, должен основываться на необходимых отношениях, существующих между человеком и природой.

Науку часто сравнивали со зданием, которое было прочно построено путем укладки камня на камень, пока оно постепенно не поднялось до большей высоты и совершенства. Это сравнение справедливо до определенного момента, но оно приводит нас к тому, что мы легко упускаем из виду тот факт, что это метафорическое здание ни в коем случае не покоится на земле и что, по крайней мере, до настоящего времени, оно оставалось парящим в воздухе. Ни одна отрасль науки, даже сама физика, не начала строить снизу; все отрасли начали строить на большей или меньшей высоте в воздухе, а затем строили вниз: и даже физика еще не достигла земли, поскольку она все еще очень неопределенна в отношении природы материи и силы. Ни в одной отдельной группе явлений мы не можем начинать с исследования первопричин, потому что именно на этом этапе наши средства рассуждения заканчиваются. Мы не можем начинать с конечных явлений и постепенно переходить к более сложным: мы не можем действовать синтетически и дедуктивно, выстраивая явления снизу; но мы должны, как правило, действовать аналитически и индуктивно, исходя сверху вниз.

Никто не будет оспаривать эти утверждения, но о них часто забывают, о чем свидетельствует вышеупомянутое возражение. Если бы нам было позволено исследовать более сложные явления только после того, как мы полностью проникнем в суть более простых, тогда все ученые были бы физиками и химиками, и только после того, как с физикой и химией будет покончено, нам было бы позволено приступить к исследованию органической природы. При таких обстоятельствах мы не должны были бы сейчас обладать какой-либо научной теорией медицины, поскольку изучение патологической физиологии не могло быть начато до тех пор, пока нормальная физиология не была полностью известна и понята. И все же, как велик долг нормальной физиологии перед патологической! Это пример, который подтверждает вывод о том, что одновременное нападение на различные сферы явлений не только допустимо, но и в высшей степени выгодно.

Более того, если бы мы были вынуждены идти от простого к сложному, что стало бы с Теорией происхождения, влияние которой продвинуло наши знания о биологии в совершенно неизмеримой степени?

Но в этой часто повторяющейся критике, что мы еще не готовы атаковать такие сложные явления, как наследственность, скрыта еще одна ошибка, поскольку подразумевается, что факты становятся менее достоверными пропорционально сложности их причин. Но разве менее достоверно, что орлиное яйцо развивается в орла или что особенности отца и матери передаются ребенку, чем то, что камень падает на землю, когда у него отнимают опору? Опять же, разве невозможно сделать совершенно отчетливый и определенный вывод относительно относительного количества материальной основы наследственности, присутствующей в зародышевых клетках любого из родителей, исходя из того факта, что отец и мать обладают равной или почти равной долей наследственности? Но на самом деле нет необходимости спорить таким образом: зачем нам делать что-то большее, чем вновь утверждать, что такой

метод процедуры в научном исследовании является единственным способом, с помощью которого мы можем постепенно проникнуть в скрытые глубины природных явлений?

Нет! Биология не обязана ждать, пока физика и химия будут полностью завершены; мы также не обязаны ждать исследования феноменов наследственности до тех пор, пока не будет завершена физиология клетки. Вместо того чтобы сравнивать прогресс науки со зданием, я бы предпочел сравнить его с добычей полезных ископаемых, предпринимаемой для того, чтобы открыть свободно разветвляющуюся жилу. Такую жилу следует атаковать не только из одной точки, но и из многих точек одновременно. От некоторых из них мы быстро добрались бы до глубинных частей жилы, от других мы достигли бы только ее поверхностных частей; но из каждой точки можно было бы получить некоторое представление о сложном *общем ансамбле* жилы. И чем больше точек атаки, тем более полными будут приобретенные знания, поскольку ценная информация будет получена в каждом месте, где работа ведется осмотрительно и настойчиво.

Но для плодотворного результата необходима осмотрительность; или, оставляя нашу метафору, факты должны быть связаны между собой теориями, если мы хотим, чтобы наука продвигалась вперед. Точно так же, как теории не имеют ценности без прочной основы из фактов, так и простое собрание фактов, без связи и связности, совершенно бесполезно. Наука невозможна без гипотез и теорий: это те провалы, с помощью которых мы исследуем глубину океана неизвестных явлений и таким образом определяем будущий курс, которым следует следовать в нашем путешествии открытий. Они не дают нам абсолютного знания, но позволяют проникнуть в суть настолько глубоко, насколько это возможно для нас в настоящее время. Продолжать исследование без руководства теориями - все равно что пытаться идти в густом тумане без следа и без компаса. При таких обстоятельствах мы бы куда-нибудь добрались, но только случайность определит, доберемся ли мы до каменистой пустыни непонятных фактов или до системы дорог, ведущих в каком-то полезном направлении; и в большинстве случаев случай будет решать не в нашу пользу.

В этом смысле я верю, что указатель или компас, которые я предлагаю, могут быть приняты. Даже при том, что ей суждено было быть замененной на лучшую в более поздний период, она достигнет своей цели, если позволит науке продвинуться хотя бы на короткое расстояние.

Сноски к эссе V.

176. C. Nägeli, 'Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.' München u. Leipzig, 1884.

177. 'Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie.' Leipzig, 1868, p. 27.

178. l. c., Предисловие, стр. vi.

179. С тех пор как было написано выше, многие другие морфологические особенности растений были справедливо объяснены как адаптации. Сравните, например, исследования Штала о средствах, с помощью которых растения защищаются от нападений улиток и слизней (Йена, 1888).—A. W., 1888.

180. l. c., стр. 117, 286.

181. Сравните второе и четвертое из предыдущих эссе "О наследственности" и "Непрерывность зародышевой плазмы как основа теории наследственности".

182. Compare Rauber, 'Homo sapiens ferus oder die Zustände der Verwilderten.' Leipzig, 1885.

183. 'Sitzungsberichte der baierischen Akademie der Wissenschaften,' vom 18 Nov. 1865. Compare also his 'Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre,' p. 102, etc.

184. Jordan, 'Remarques sur le fait de l'existence en société des espèces végétales affines.' Лион, 1873.

185. S. Hermann's 'Handbuch der Physiologie,' Theil II; 'Physiologie der Zeugung,' by V. Hensen.

186. E. van Beneden, 'Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.' Ганд у. Лейпциг, 1883, стр. 404 и далее.

187. Rolph, 'Biologische Probleme.' Leipzig, 1882.

188. Съенковский, 'Арх. ф. микр. Анат.', ix. стр. 47. 1873.

189. Hensen, 'Physiologie der Zeugung,' p. 139.

190. Коалесценция происходит при так называемом почковидном сопряжении *Vorticellidae* и *Trichodinidae* и т.д.

191. Compare (1) Bardeleben, 'Zur Entwicklung der Fusswurzel,' Sitzungsber. d. Jen. Gesellschaft, Jahrg. 1885, Feb. 6; also 'Verhandl. d. Naturforscherversammlung zu Strassburg,' 1885, p. 203; (2) G. Baur, 'Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere,' Zool. Anzeiger, 1885, pp. 326, 486.

192. У лягушек шестой палец существует на задних лапах в виде рудиментарного прехолукса. Сравните Борн, морфолог. Jahrbuch, Bd. I, 1876.

193. Здесь я использую ту же иллюстрацию, которую я использовал в своей первой попытке объяснить эффекты *панмиксии*. Сравните второе Эссе "О наследственности".

194. [Е. Рэй Ланкестер предложил (Encycl. Britann., art. 'Зоология', стр. 818, 819), что слепота обитающих в пещерах и глубоководных животных также вызвана тем фактом, что "те особи с совершенным зрением следуют за проблеском света и в конечном итоге убегают на внешний воздух или на более мелкие глубины, оставляя особей с несовершенным зрением размножаться в темном месте. Таким образом, был бы осуществлен естественный отбор'. Такой процесс просеивания, несомненно, значительно ускорил бы скорость дегенерации из-за одной только панмиксии. — Е. Б. П.]

195. Adler, 'Zeitschrift f. wiss. Зоол., 'Bd. XXXV, 1881.

196. Сравните мою статью 'Партеногенез в остракодене' в 'Зоол. Anzeiger, 1880, стр. 82. Чисто отрицательные свидетельства, если только они не имеют огромного масштаба, совершенно справедливо считаются не представляющими большой ценности в большинстве случаев. Но состояние этих животных необычайно облегчает сбор таких свидетельств, потому что присутствие самцов в колонии остракод может быть доказано очень простым косвенным

тестом. Таким образом, если в колонии есть самцы, *тосеменные сосуды* всех половозрелых самок заполнены сперматозоидами, и, с другой стороны, мы можем быть совершенно уверены, что самцы отсутствуют, если после обследования многих половозрелых самок ни в одном из их *сосудов не обнаруживается сперматозоидов*.

197. Однако мы не можем быть абсолютно уверены в этом, поскольку вполне возможно, что самцы все еще могут встречаться в колониях, отличных от исследованных.

198. Блохманном было показано, что самцы появляются на очень короткое время ближе к концу лета, как в случае *сфиллоксерой*.—A. W., 1888.

ПРИЛОЖЕНИЯ.

Приложение I. Дополнительные соображения, противоречащие мнению Негели

объяснение трансформации как вызванной внутренними причинами^[199].

Когда я описываю теорию трансформации Негели как обусловленную действующими причинами, лежащими внутри организма, как филетическую силу трансформации, я не имею в виду, что это один из тех таинственных принципов, которые, по мнению некоторых авторов, составляют бессознательную причину, направляющую трансформацию видов. Идиоплазма Негели, которая изменяется сама по себе, задумана как полностью научный, механически действующий принцип. Эта причина, несомненно, поддается теоретическому осмыслению: вопрос только в том, имеет ли она какое-либо реальное существование. Согласно Негели, растущее органическое вещество, идиоплазма, не только представляет собой *вечный двигатель*, который становится возможным до тех пор, пока его субстанция постоянно получает извне материю и силу, необходимые для непрерывного роста, но также представляет собой *вечный двигатель, изменяющийся* вследствие действия внутренних причин^[200]. Но это как раз тот сомнительный момент, а именно, заставляет ли сама структура идиоплазмы постепенно изменяться в ходе ее роста, или, скорее, внешние условия заставляют постоянно слегка изменяющуюся идиоплазму изменяться в определенном направлении путем суммирования небольших различий. Выше было показано, что мы ничего не выигрываем, принимая теорию Негели, потому что основная проблема, которую органическая природа предлагает для нашего решения, а именно. адаптация, остается нерешенной. Следовательно, эта теория не объясняет явлений природы, и я полагаю, что существуют также определенные факты, которые прямо противоположны ей.

Если бы идиоплазма действительно обладала способностью к спонтанной изменчивости, приписываемой ей Негели; если бы в результате своего собственного роста она была вынуждена претерпевать постепенные изменения и, таким образом, производить новые виды, мы должны были бы ожидать, что продолжительность существования видов, родов, отрядов и т.д. была бы соответственно приблизительно равной продолжительности, по крайней мере, у форм равной структурной сложности. Время, необходимое идиоплазме для того, чтобы претерпеть такие изменения, которые составили бы трансформацию в новый вид, должно быть всегда одинаковым на равных высотах в шкале организации, то есть при одинаковой сложности

молекулярной структуры идиопазмы. Мне кажется необходимым следствием теории Негели, что причины трансформации лежат исключительно в этой молекулярной структуре идиопазмы. Если для изменения идиопазмы требуется не что иное, как определенный объем роста и, следовательно, определенный период времени, в течение которого организм воспроизводит себя с определенной интенсивностью, то мы должны заключить, что изменение в последней должно произойти по достижении этого определенного объема роста или по истечении этого определенного периода. Другими словами, время, в течение которого существует вид — от его происхождения как модификации какого-то более старого вида до его собственного превращения в новый - должно быть одинаковым у видов с одинаковой степенью организации. Но факты очень далеки от подтверждения этого следствия из теории Негели.

Продолжительность существования видов чрезвычайно изменчива: многие возникают и погибают в пределах одной геологической формации, в то время как другие могут быть ограничены очень небольшой частью формации; другие, опять же, могут сохраняться на протяжении нескольких формаций. Следует признать, что мы не можем оценить точное положение вымерших видов на шкале организации, и различия, следовательно, могут зависеть от различий в организации: или их можно объяснить предположением, что определенные виды, возможно, стали неспособны к трансформации и могли бы при благоприятных условиях продолжать существовать неопределенный период. Но этот ответ ввел бы новую гипотезу, находящуюся в прямом противоречии с теорией Негели, которая предполагает, что изменчивость идиопазмы происходит как следствие простого роста и обязательно зависит от молекулярной структуры. Сам Негели утверждает, что основное вещество (идиоплазма) потомков самых ранних форм жизни находится в состоянии постоянного изменения, которое продолжалось бы, даже если бы череда сменяющих друг друга поколений была продлена на неопределенный срок^[201]. Следовательно, не может быть покоя в процессе изменения, которому должна подвергнуться идиопазма; и это так же верно для каждого отдельного вида, как и для органического мира, взятого в целом. Мы могли бы, возможно, найти убежище в недостаточности наших геологических знаний, но количество установленных фактов слишком велико, чтобы это было возможно. Таким образом, хорошо известно, что род *Nautilus* существовал с силурийских времен, через все три геологических периода, вплоть до наших дней, в то время как все его силурийские союзники (*Orthoceras*, *Gomphoceras*, *goniatum* и др.) вымерли в сравнительно ранний период.

Проницательный и умный полемист все еще мог бы выдвинуть множество возражений против такого аргумента. Поэтому я не ставлю в слишком большую зависимость геологические факты сами по себе, как опровержение самоизменяемости идиопазмы Негели; ибо следует признать, что факты недостаточно полны для этой цели. Например, в случае с "*Наутилусом*" можно утверждать, что мы ничего не знаем об ископаемых головоногих моллюсках до-силурийского периода, и что поэтому возможно, что вышеупомянутые союзники "*Наутилуса*" могли существовать ранее в течение столь же длительного периода, в течение которого "*Наутилус*" жил в постсилурийское время. Как бы то ни было, следует, по крайней мере, признать, что геологические факты не подтверждают теорию Негели, поскольку мы не видим никаких следов даже приблизительно правильной последовательности форм.

Приложение II. Объяснение адаптации Негели^[202].

Чтобы объяснить адаптацию, Негели предполагает, что при определенных обстоятельствах внешние воздействия могут вызвать незначительные необратимые изменения в идиопазме.

Если затем такие воздействия действуют непрерывно в одном и том же направлении в течение длительных периодов времени, изменения в идиоплазме могут увеличиться до ощутимой величины, т.е. до степени, которая дает о себе знать в видимых внешних символах^[203]. Но такие изменения сами по себе не могут рассматриваться как адаптация, поскольку сущностный характер адаптации заключается в том, что это должно быть целенаправленное изменение. Негели, однако, выдвигает на первый план тот факт, что внешние раздражители часто оказывают свое основное воздействие на ту самую часть организма, к которой были применены сами раздражители. "Если результаты неблагоприятны, организм пытается защититься от раздражителя: происходит приток питательной жидкости к той части, на которую подействовал раздражитель, и формируются новые ткани, которые восстанавливают целостность организма, заменяя утраченные структуры, насколько это возможно. Таким образом, у растений здоровые ткани начинают активно расти вокруг места повреждения, стремясь закрыть его и обеспечить защиту непроницаемыми слоями пробки. ' Целенаправленные реакции такого рода, безусловно, распространены в органическом мире, встречаясь как у животных, так и у растений. Таким образом, в организме человека травма вызывает быстрый рост окружающих тканей, что приводит к заживлению раны; в то время как у саламандры даже ампутированная нога или хвост замещаются ростом. Ярким примером таких целенаправленных реакций является древесная лягушка (*Hyla*), которая имеет светло-зеленый цвет, когда сидит на светло-зеленом листе, но становится темно-коричневой, когда переносится в темное окружение. Следовательно, это животное приспосабливается к цвету окружающей среды и таким образом получает защиту от своих врагов.

Признавая эту способность организмов целенаправленно реагировать на определенные раздражители, остается открытым вопрос, является ли такая способность примитивным изначальным качеством, принадлежащим сущностной природе каждого организма. Способность изменять цвет кожи в соответствии с цветом окружающей среды не очень распространена в животном мире. У лягушки эта способность зависит от очень сложного рефлекторного механизма. Определенные хроматофоры в коже связаны с нервами^[204] которые проходят в мозг и там посредством нервных клеток приводятся в связь с нервными центрами органа зрения. Связь такого рода, что сильный свет, падающий на сетчатку, является стимулом для выработки импульса, который проводится по ранее упомянутым двигательным нервам от мозга к хроматофорам, таким образом определяя сокращение этих последних и, как следствие, появление светлой кожи. Когда сильный раздражитель (свет) прекращается, хроматофоры снова расширяются, и кожа становится темной. То, что хроматофоры сами по себе не реагируют на прямой световой стимул, было доказано Листером^[205], который показал, что слепые лягушки не обладают способностью изменять свой цвет в соответствии с окраской окружающей среды. Совершенно очевидно, что в данном случае мы имеем дело не с первичным, а с вторично выработанным признаком; и еще предстоит доказать, что все целенаправленные реакции, упомянутые Негели, не являются аналогично вторичными признаками или адаптациями и, следовательно, очень далеки от того, чтобы быть примитивными качествами органической субстанции форм, в которых они проявляются.

Я ни в коем случае не сомневаюсь, что некоторые из реакций, наблюдаемых в организмах, не зависят от адаптации, но такие реакции обычно не являются целенаправленными. Достаточно любопытно, что Негели упоминает образование галлов у растений среди своих примеров целенаправленных реакций на внешние раздражители. Я думаю, однако, что вряд ли можно утверждать, что галлы приносят растению какую-либо пользу: напротив, они могут быть даже

очень вредны для него. Желчь полезна только для насекомого, которое она защищает и снабжает пищей. Недавние и наиболее блестящие исследования Адлера^[206] и Бейеринка^[207] показали, что прокол, сделанный *цинипами* при откладывании яиц, может привести к повреждению яйцеклеток. Это не тот стимул, который вызывает желчь, как считалось ранее, а то, что такой стимул обеспечивается личинкой, которая развивается из яйца. Присутствие этого маленького, активно движущегося инородного тела определенным образом стимулирует ткани растения, всегда приводя к результату, который выгоден личинке, а не растению. Последнему было бы выгодно, если бы он убил вторгшуюся личинку, либо окружив ее древесной тканью, лишенной питания, либо отравив каким-нибудь едким выделением, либо просто раздавив ее активным ростом окружающих тканей. Но ничего подобного не происходит: на самом деле вокруг эмбриона происходит активный рост клеток (образующих так называемую 'Бластему' Байеринка), пока он все еще заключен в яйцеклеточную капсулу; но рост не такой, чтобы раздавить эмбрион, который остается свободным в полости, так называемой личиночной камере, которая образуется вокруг него. Было бы неуместно обсуждать здесь вопрос о том, как мы можем представить себе, что растение таким образом вынуждено производить рост, который во всяком случае безразличен и может быть вредным для него; и который, более того, в точности приспособлен к потребностям его врага-насекомого. Но, во всяком случае, очевидно, что это не может быть примером самозащитной реакции на раздражитель и что, следовательно, организм не всегда реагирует на внешние раздражители полезным для себя образом.

Но даже если бы мы могли принять предположение, что целенаправленная реакция организма при стимуляции является первичным, а не вторично возникающим признаком, такого принципа ни в коем случае не было бы достаточно для объяснения существующих адаптаций. Нэгели пытается объяснить определенные избранные случаи адаптации как прямые результаты воздействия внешних стимулов. Он рассматривает густую волосатую шерсть млекопитающих в арктических регионах и зимний покров животных в регионах с умеренным климатом как прямую реакцию кожи на воздействие холода. Он считает, что рога, когти и бивни животных возникли непосредственно как реакции на стимулы, применяемые к определенным частям поверхности тела при нападении и защите^[208]. Эта интерпретация аналогична той, что была предложена Ламарком в начале нынешнего столетия. На первый взгляд такое предположение кажется правдоподобным, поскольку приобретение толстого волосяного покрова млекопитающими умеренных регионов на самом деле приходится на холодное время года. Но возникает вопрос, не является ли образование большего количества волосков в начале зимы просто еще одним примером второстепенного характера, подобно приобретению древесной лягушкой зеленого цвета под воздействием сильного света.

В случае с волосистой оболочкой необходимо только создать большее количество структур, подобных тем, которые существовали ранее; но как могло случиться, что лепестки цветов с их своеобразными и сложными формами развились из тычинок непосредственно в результате деятельности насекомых, которые посещают их, чтобы добыть пыльцу и нектар? Как могло ползание этих насекомых и сделанные ими небольшие проколы служить стимулом для увеличения скорости роста? И как вообще возможно объяснить простым увеличением роста происхождение структуры, в которой каждая часть имеет свое собственное отчетливое значение и играет особую роль в привлечении насекомых и в процессе осуществляемого ими перекрестного оплодотворения? Даже если многообразные особенности формы можно было бы объяснить таким образом, как такое объяснение может быть применимо к окраске цветов? Как можно объяснить белый цвет цветов, которые раскрываются ночью, как прямой результат

ползания насекомых? Как предположение о такой причине может предложить какую-либо интерпретацию того факта, что цветы, раскрывающиеся днем, окрашены в различные цвета, или того факта, что часто встречается яркое или сильно окрашенное пятно, указывающее путь к скрытому нектарнику?

Более того, существует большое количество очень поразительных приспособлений по форме и цвету, для которых невозможно найти стимул, действующий непосредственно на организм. Можем ли мы представить, что зеленая гусеница^[209], растительный жук или кузнечик, сидящий среди зелени, таким образом, подвергается воздействию стимула, который непосредственно вызывает зеленый цвет кожи? Может ли насекомое-трость, напоминающее коричневую веточку, подвергаться трансформирующему раздражителю, сидя на таких ветках или глядя на них? Или, опять же, если мы рассмотрим феномен мимикрии, то как может один вид бабочек, летая рядом с другим видом, оказывать на последний такое влияние, чтобы сделать его похожим на первый по внешнему виду? Во многих случаях мимикрии имитируемые и имитирующие виды даже не живут в одном и том же месте, как мы видим на примере мотыльков, мух и жуков, которые по внешнему виду напоминают столь страшных ос.

Интерпретация адаптации - слабая часть теории Нагели, и несколько примечательно, что столь проникательный мыслитель сам этого не осознал. Создается впечатление, что Нагели не желает понимать теорию естественного отбора. Например, говоря о взаимной адаптации, наблюдаемой между хоботком, так называемым "языком" бабочек, и цветами с трубчатым венчиком, он говорит:^[210] "Среди наиболее замечательных и распространенных приспособлений, наблюдаемых у форм цветов, венчики с длинными трубками рассматриваются в связи с длинными "языками" насекомых, которые сосут нектар". со дна выходят длинные узкие трубочки, и в то же время происходит перекрестное удобрение растения. Обе эти конструкции постепенно развились до их нынешней степени сложности — венчики с длинными трубками отличались от венчиков без трубок и от венчиков с короткими, длинные "язычки" - от коротких. Несомненно, оба они развивались с одинаковой скоростью, так что длина обоих наборов конструкций всегда оставалась одинаковой".

Против этих утверждений нельзя выдвинуть никаких возражений, но Нагели продолжает: 'Но как такой процесс развития может быть объяснен теорией естественного отбора, ведь на каждой стадии процесса адаптация неизменно была полной. Трубка венчика и "язычок" должны были достигать, например, в определенное время длины 5 или 10 мм. Если бы теперь у некоторых растений трубка венчика стала длиннее, такое изменение было бы невыгодным, потому что насекомые больше не могли бы добывать у них пищу и, следовательно, посещали бы цветы с более короткими трубками. Следовательно, согласно теории естественного отбора, более длинные трубки должны были исчезнуть. Если бы, с другой стороны, у некоторых насекомых "язык" стал длиннее, такое изменение было бы излишним и от него следовало отказаться, согласно той же теории, как от ненужного структурного мусора. Одновременное изменение двух структур должно, согласно теории естественного отбора, происходить по тому же принципу, по которому Мюнхгаузен вытащил себя из болота с помощью собственной косички".

Но, согласно теории естественного отбора, этот случай предстает в совершенно ином свете, чем тот, в котором его представляет Нагели. Цветок и насекомое не соревнуются за большую длину своих соответствующих органов: на протяжении всего постепенного процесса цветков

первым удлиняет свой венчик, а бабочка следует за ним. Их отношения не похожи на отношения между определенным видом животных и другим, служащим их добычей, где каждое стремится быть более быстрым, так что скорость обоих увеличивается в максимально возможной степени в течение поколений. Они также не находятся в том же отношении, какое существует между насекомоядной птицей и определенным видом бабочек, которые составляют ее основную пищу; в таком случае два совершенно различных признака могут постоянно усиливаться до своей высшей точки, например, в сходстве бабочки с мертвыми и опавшими листьями, среди которых она ищет защиты при преследовании, в остроте птичьего зрения. До тех пор, пока последнее качество все еще способно возрастать, до тех пор каждой отдельной бабочке будет выгодно походить на лист немного более полно, чем другим особям того же вида; ибо таким образом она будет способна ускользнуть от тех птиц, которые обладают более острым зрением, чем другие. С другой стороны, птица с более острым зрением будет иметь наибольшие шансы поймать лучше защищенных бабочек. Только таким образом мы можем объяснить постоянное появление такого необычайного сходства между насекомыми и листьями или другими частями растений. На каждой стадии роста и насекомое, и его преследователь полностью адаптированы друг к другу; т. е. они настолько защищены и настолько успешны соответственно, насколько это необходимо для предотвращения постепенного уменьшения средней численности особей, которое привело бы к истреблению вида^[211]. Но тот факт, что на каждой стадии происходит полная адаптация, не мешает двум видам усиливать те качества защиты и преследования, от которых они соответственно зависят. Поскольку это далеко не так, они были бы неизбежно вынуждены постепенно наращивать эти качества до тех пор, пока физическая возможность улучшения сохранялась у обеих сторон. До тех пор, пока некоторые птицы обладали более острым зрением, чем те, которые существовали ранее, до тех пор эти бабочки будут обладать преимуществом, в котором сходство с прожилками листьев было более отчетливым, чем у других. Но с того момента, когда была достигнута максимальная острота зрения, при которой, следовательно, все бабочки настолько походили на листья, что даже птицы с самым острым зрением могли не заметить их в состоянии покоя, — с этого самого момента любое дальнейшее улучшение сходства с листьями прекратилось бы, потому что в то же время прекратилось бы преимущество, получаемое от любого такого улучшения.

Такое взаимное усиление адаптивных признаков, как мне кажется, было одним из важнейших факторов трансформации видов: оно, должно быть, сохранялось на протяжении длительного ряда видов в течение филогенеза: оно, должно быть, затронуло самые разнообразные части и признаки в самых разнообразных группах организмов.

Часто указывалось, что у некоторых крупных бабочек индийских и африканских лесов — *Kallima paralecta*, *K. inachis* и *K. albofasciata* — обманчивое сходство с листом настолько поразительно, что наблюдатель, не получивший никаких намеков на предмет, полагает, что видит лист, даже если он смотрит на бабочку очень внимательно. Сходство, тем не менее, неполное; ибо из шестнадцати образцов в коллекциях Амстердама и Лейдена я не смог найти ни одного, у которого было бы более двух боковых жилок на одной стороне среднего ребра предполагаемого листа или более трех на другой стороне; в то время как с каждой стороны должно было присутствовать около шести или семи жилок. Но от двух до трех боковых жилок вполне достаточно для создания высокой степени сходства; фактически, настолько, что вызывает удивление, как удалось создать такую относительно совершенную копию; или как зрение птиц могло стать настолько развитым, что во время быстрого полета они могли различать отметины, похожие на вены; или, если сформулировать случай более точно, что они могли обнаруживать

особей с меньшим количеством жилок, чем у других. Возможно, что процесс усиления сходства все еще продолжается у видов рода *Kallima*; во всяком случае, меня поразили довольно сильные индивидуальные различия в маркировке предполагаемого листа.

С другой стороны, причина увеличения длины трубчатого венчика и "языка" бабочки лежит не в цветке и не в бабочке, а в тех других насекомых, которые посещают цветок и крадут его мед, не оказывая никакой помощи в перекрестном оплодотворении. Вкратце можно сказать, что нетрубчатые венчики со свободно обнаженным медом — поскольку следует предположить, что предковая форма была именно такого рода — постепенно превратились в венчики с глубоко скрытым медом. Предположительно, весь процесс был впервые запущен цветком, поскольку постепенный отвод меда на большую глубину давал преимущество защиты от дождя (Герман Мюллер), в то время как можно было накопить большее количество меда, и это также увеличило бы количество насекомых, посещающих цветок, и сделало бы их визиты более надежными. Как только произошло это изъятие, ротовые части насекомых начали подвергаться избирательному процессу, в результате которого эти органы у некоторых из них удлинялись с той же скоростью, с какой удалялся мед. Как только процесс начался, его продолжение было обеспечено, ибо, как только насекомые, посещающие цветок, были разделены на две группы с короткими и с длинными ротовыми частями соответственно, дальнейшее увеличение длины трубки венчика неизбежно произошло у всех тех цветов, которым особенно пошло на пользу гарантированное посещение относительно небольшого числа видов насекомых, а именно у тех цветов, у которых перекрестное оплодотворение более определенно осуществлялось таким образом, чем при неопределенном посещении большого разнообразия видов. Это означало бы, что имело бы место еще большее увеличение длины, поскольку очевидно, что перекрестное оплодотворение любого цветка было бы более вероятным для насекомого, когда количество посещаемых им видов растений стало бы меньше; и, следовательно, перекрестное оплодотворение стало бы наиболее вероятным, когда насекомое полностью приспособилось — по размеру, форме, характеру своей поверхности и способу получения меда — к особенностям цветка. Те насекомые, которые добывают мед с большого разнообразия цветов, несомненно, растрачивают большую часть пыльцы, перенося ее на цветы многих различных видов, в то время как насекомые, которые могут добывать мед только с нескольких видов растений, обязательно должны посещать многие цветы одного и того же вида один за другим, и поэтому они будут более эффективно распределять пыльцу в целом.

Следовательно, трубка венчика и "язычок" бабочки, который производит оплодотворение, продолжали бы увеличиваться в длине до тех пор, пока цветку было выгодно исключать других, менее полезных посетителей, и до тех пор, пока бабочке было выгодно обеспечить себе единоличное владение цветком. Следовательно, конкуренция существует не между цветком и бабочкой, которая его оплодотворяет, а между этими двумя, с одной стороны, и другими потенциальными посетителями цветка - с другой. Более подробную информацию о преимуществах, которые получает цветок, исключая всех других посетителей, и бабочка, будучи единственным посетителем цветка, а также о разнообразных и сложных взаимных приспособлениях между насекомыми и цветами, и о преимуществах и недостатках, которые вытекают из сокрытия меда, можно найти в ^[212] работа по оплодотворению цветов, в которой он описывает, как оплодотворять цветы. в котором все эти темы подробно обсуждаются и ясно объясняются в самой замечательной манере.

Приложение III. Адаптации у растений^[213].

Хорошо известно, что Кристиан Конрад Шпренгель был первым, кто осознал, что формы и окраска цветов не являются случайностью, что они не просто забава природы и что они созданы не для удовольствия человека, а что их назначение - привлекать насекомых для проведения перекрестного оплодотворения. Также хорошо известно, что это открытие, сделанное в конце прошлого века и вызвавшее в то время большой ажиотаж, было полностью забыто и вновь было обнаружено Чарльзом Дарвином при рассмотрении той же проблемы.

В своей работе, озаглавленной "Разгадка тайны природы в строении и оплодотворении цветов" ("Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen"), опубликованной в Берлине в 1793 году, Шпренгель показал на нескольких сотнях случаев, что особенности строения и окраски цветов были рассчитаны на привлечение насекомых и обеспечение оплодотворения цветов с их помощью. Но именно благодаря его преемнику в этом направлении исследований стало ясно все значение перекрестного оплодотворения, осуществляемого насекомыми. Дарвин^[214] показал, что во многих случаях, хотя и не во всех, намерением природы было избежать самооплодотворения, и он показал, что после перекрестного оплодотворения образуются более сильные и многочисленные потомки.

После Дарвина несколько исследователей, таких как Кернер, Дельпино и Хильдебранд, уделили этому предмету дальнейшее внимание, но особенно тщательно он был изучен Германом Мюллером^[215]. Он рассматривал этот предмет с нескольких точек зрения и прямым наблюдением показал виды насекомых, которые вызывают перекрестное оплодотворение у различных видов наших местных цветов: он также изучал строение насекомых по отношению к строению цветов и пытался установить взаимные приспособления, которые существуют между ними. Таким образом, ему удалось пролить много света на процесс трансформации многих видов цветов и доказать, что некоторые насекомые, хотя и бессознательно, являются, так сказать, селекционерами определенных форм цветов. Он не только различал неприятно пахнущие, обычно неприметные цветки ("Ekelblumen"), производимые двукрылыми, питающимися гнилостными веществами, и цветки, производимые бабочками; но он также различал цветы, выведенные мухами-пилильщиками, фоссориями и пчелами. Он даже считает, что в определенных случаях (*Viola calcarata*) он может доказать, что цветок, получивший свою первоначальную форму благодаря разведению пчелами, впоследствии был приспособлен к перекрестному оплодотворению бабочками, когда он мигрировал в Альпийский регион, где последних насекомых гораздо больше, чем первых.

Хотя, конечно, в интерпретациях различных частей цветов, предложенных Германом Мюллером, должно быть много гипотетического, большинство из этих объяснений, безусловно, верны, и наибольший интерес представляет способность распознавать адаптивный характер деталей, даже тех, которые кажутся несущественными, в структуре и окраске цветов.

Сакс предложил очень убедительное объяснение значения прожилки листьев и ее значимости в отношении функций листьев^[216]. Он показывает, что жилкование листа в каждом конкретном случае точно приспособлено для выполнения его назначения. Он должен, во-первых, проводить питательную жидкость в обоих направлениях, и, во-вторых, поддерживать тонкие слои ассимилирующих хлорофилловых клеток и растягивать их так, чтобы как можно большая

поверхность была открыта свету; наконец, он должен укреплять лист в качестве защиты от разрыва. Он очень убедительно показывает, что все разнообразие жилкования листьев можно понять, исходя из этих трех принципов. Здесь мы снова встречаемся с целенаправленными построениями в классе структур, в которых раньше считалось, что существует лишь хаос случайных форм, или, так сказать, простая игра природы с формой.

Приложение IV. О предполагаемой передаче полученных символов^[217].

Когда я ранее утверждал, что доказательства передачи искусственно вызванных заболеваний неубедительны, я имел в виду единственные эксперименты, которые, насколько мне известно, могут быть приведены в пользу передачи приобретенных признаков, а именно. эксперименты Брауна-Секара^[218] на морских свинках. Хорошо известно, что он вызвал искусственную эпилепсию у этих животных, разделив определенные части центральной, а также периферической нервной системы. Потомки животных, заболевших эпилепсией, иногда наследуют болезнь своих родителей.

С тех пор эти эксперименты были повторены Оберштайнером^[219], который описал их очень точным и совершенно непредвзятым образом. Сам по себе факт не подлежит сомнению: несомненно, что некоторые из потомков животных, у которых эпилепсия была искусственно вызвана, также сами страдали эпилепсией вследствие болезни своих родителей. Этот факт может быть принят как доказанный, но, по моему мнению, мы не имеем права делать из него вывод о том, что приобретенные признаки могут передаваться. Эпилепсия - это не морфологический признак; это болезнь. Мы могли бы говорить о передаче морфологического характера только в том случае, если определенное морфологическое изменение, которое было причиной эпилепсии, было вызвано поражением нервной системы, и если бы подобное изменение вновь появилось у потомства и вызвало у них также симптомы эпилепсии. Но то, что это действительно происходит, совершенно недоказано и даже в высшей степени маловероятно. Было только доказано, что многие потомки родителей, искусственно страдающих эпилепсией, маленькие, слабые и очень скоро умирают; и что у других парализованы различные части тела, то есть одна или обе задние или передние конечности; в то время как у других снова наблюдается трофический паралич роговицы, приводящий к воспалению и образованию гноя. В дополнение к этим симптомам, потомки в очень редких случаях проявляют при воздействии определенных раздражителей на кожу склонность к тем тоническим и клоническим судорогам вместе с потерей сознания, которые составляют признаки эпилептического приступа. Из тридцати двух потомков родителей-эпилептиков только у двоих проявлялись такие симптомы, причем оба они были очень слабы и умерли в раннем возрасте.

Эти эксперименты, хотя и очень интересные, не позволяют нам утверждать, что отчетливые морфологические изменения передаются потомству после того, как они были искусственно вызваны у родителей. Травма, вызванная делением нерва, не передается, и часть мозга, соответствующая той, которая была удалена у родителя, не отсутствует у потомства. Симптомы болезни, несомненно, передаются, но причина заболевания у потомства - это реальный вопрос, требующий решения. Симптомы эпилепсии ни в коем случае не передаются неизменно; фактически они отсутствуют в подавляющем большинстве случаев, и в очень небольшой доле случаев, в которых они действительно возникают, проявляются симптомы других заболеваний в дополнение к симптомам эпилепсии. Потомство либо вполне здорово (тринадцать из тридцати

случаев), либо страдает нарушениями нервной системы, такими как вышеупомянутый двигательный и трофический паралич, симптомы, которые не характерны для эпилепсии: однако у некоторых из последних эпилепсия также присутствует.

Следовательно, если мы хотим выразить суть дела правильно, мы не должны утверждать, что эпилепсия передается потомству, но мы должны выразить факты следующим образом: — животные, у которых искусственным путем развилась эпилепсия, передают некоторым из своих потомков склонность страдать различными нервными заболеваниями, а именно. от двигательного паралича, в меньшей степени от сенсорного и в высокой степени от трофического паралича; в редких случаях, когда симптомы паралича очень выражены, также передается эпилепсия.

Если мы теперь вспомним, что уже известно, что значительное число заболеваний вызывается присутствием в организме живых организмов и что эти заболевания могут передаваться от одного организма к другому в форме микробов, не должны ли мы заключить из вышеупомянутых фактов, что симптомы вызваны неизвестным микробом, который находит свою питательную среду в нервных тканях, а не предполагать, что они вызваны морфологическими изменениями, такими как модификация гистологической или молекулярной структуры определенных частей нервной системы? Во всяком случае, было бы труднее понять передачу такого структурного изменения, чем проникновение бациллы в сперматозоид или зародышевую клетку родителя. Нет установленного факта, подтверждающего первое предположение, но весьма вероятно, что передача сифилиса, оспы и туберкулеза^[220] должна быть объяснена последним методом, хотя бациллы еще не были обнаружены в репродуктивных клетках. Более того, этот способ передачи был жестко доказан в случае мускардиновой болезни тутового шелкопряда. Во всяком случае, таким образом мы можем понять, как случилось, что потомство искусственно выведенных морских свинок с эпилепсией было поражено различными формами нервных заболеваний, факт, который был бы совершенно непонятен, если бы мы предположили возникновение истинной наследственной передачи морфологического характера, такой как патологическое изменение структуры какого-либо нервного центра.

Способ, которым искусственная эпилепсия проявляется после операции, также говорит в пользу объяснения, предложенного выше. Во-первых, эпилепсия не является результатом какого-то одного повреждения нервной системы, но она может быть следствием множества различных травм. Браун-Секар вызвал это, удалив часть серого вещества головного мозга и разделив спинной мозг, хотя заболевание также было вызвано поперечным разрезом половины последнего органа, или только разрезом его передней или задней колонн, или простым проколом его вещества. Наиболее поразительные эффекты, по-видимому, наблюдались при повреждении спинного мозга в области между восьмым спинным и вторым поясничным позвонками, хотя иногда к таким результатам приводили и повреждения других частей. Эпилепсия также последовала за разделением седалищного нерва, внутренней подколенной области и задних корешков всех нервов, которые проходят к ногам. Болезнь никогда не проявляется сразу, а только по прошествии нескольких дней или недель, и, согласно Браун-Секару, невозможно сделать вывод, что болезнь не последует за операцией, пока не пройдет шесть или восемь недель без эпилептического приступа. Оберштайнер ни в коем случае не наблюдал первых симптомов заболевания в течение нескольких дней после перелома седалищного нерва. После операции чувствительность снижается в определенной области головы и шеи, на той же стороне, что и место травмы. Если животное ущипнуть в этой области

(которая называется эпилептической зоной, 'эпилептогенной зоной'), оно выгибается в сторону травмированной стороны и совершает сильные царапающие движения задней лапой с той же стороны. По прошествии нескольких дней или даже недель эти царапающие движения, возникающие в результате защемления в вышеупомянутой области, образуют начало полноценного эпилептического приступа. Следовательно, изменения, непосредственно вызванные разделением нерва, очевидно, не являются прямой причиной эпилепсии, но они лишь формируют начало патологического процесса, который проводится в центростремительном направлении от нерва к некоторому центру, который, по-видимому, расположен в мосту и продолговатом мозге, хотя, согласно другим^[221], он расположен в коре головного мозга. Нотнагель^[222] считает, что должны произойти определенные изменения, природа которых до сих пор полностью неизвестна, но которые могут быть гистологического или, возможно, исключительно молекулярного характера, приводящие к повышенной раздражительности серого вещества соответствующих центров.

Нотнагель считает возможным или даже вероятным, что в тех случаях, когда за разделением нервов следует эпилепсия, причиной предполагаемых им изменений в эпилептическом центре является восходящий неврит - воспаление, распространяющееся по нервам в центральном направлении. Все наши знания о бактериях и патологических процессах, вызываемых ими, по-видимому, указывают на то, что такой восходящий неврит, как предполагает Нотнагель, оказал бы важную поддержку гипотезе о том, что искусственная эпилепсия вызвана инфекцией. Но если мы далее примем во внимание, что потомство животных, искусственно выведенных с эпилепсией, само может стать эпилептиком, хотя в большинстве случаев они страдают множеством других нервных заболеваний (вследствие трофического паралича), я с трудом вижу, как можно сделать факты понятными, кроме как предположив, что в этих случаях того, что я мог бы назвать травматической эпилепсией, мы имеем дело с инфекционным заболеванием, вызываемым микробами, которые находят свою питательную среду в нервных тканях и которые вызывают передачу болезни потомству путем проникновения в яйцеклетку или сперматозоид.

Оберштайнер обнаружил, что потомство чаще заболело, когда мать страдала эпилепсией, чем отец. Это легко становится понятным, если вспомнить, что яйцеклетка содержит гораздо большее количество вещества, чем сперматозоид, и поэтому может чаще заражаться микробами и содержать их большее количество.

Конечно, я не хочу утверждать, что эпилепсия всегда зависит от инфекции или от присутствия микробов в нервных тканях. Вестфаль вызывал эпилепсию у морских свинок, резко ударяя их один или два раза по голове: эпилептический приступ наступал немедленно и впоследствии повторялся. Очевидно, что присутствие микробов не может иметь ничего общего с таким приступом, но сам по себе шок должен был вызвать морфологические и функциональные изменения в центрах моста и продолговатого мозга, идентичные тем, которые вызывались микробами в других случаях. Нотнагель также четко выражает мнение, что эпилепсия "не зависит от какого-то однородного и неизменного гистологического изменения, но что симптомы, составляющие заболевание, по всей вероятности, могут быть вызваны различными анатомическими изменениями, при условии, что они происходят в частях моста и продолговатого мозга, которые морфологически и физиологически эквивалентны"^[223]. 'Точно так же, как чувствительный нерв производит ощущение боли при различных раздражителях, таких как давление, воспаление, заражение малярийным ядом и т.д., Поэтому различные раздражители могут вызывать в соответствующих нервных центрах развитие судорожного

приступа, который вместе с его последствиями мы называем эпилепсией. В случае Вестфаля такой стимул был бы вызван мощным механическим ударом, в экспериментах Браун-Секара - проникновением микробов.

Однако, совершенно независимо от вопроса об обоснованности этого предположения, мы не можем составить никакого представления о том, каким образом приобретенное морфологическое изменение в определенных нервных клетках - изменение не анатомического и, вероятно, даже не микроскопического, а чисто молекулярного характера — может быть передано зародышевым клеткам: ибо это должно происходить таким образом, чтобы произвести в их мельчайшей молекулярной структуре изменение, которое после оплодотворения и развития в новую особь привело бы к воспроизведению той же эпилептогенной молекулярной структуры нервных элементов в серых центрах головного мозга. Мост и продолговатый мозг в том виде, в каком они были приобретены родителем. Как возможно, чтобы все это произошло? Какое вещество могло вызвать такие изменения в полученном потомстве после переноса в яйцеклетку или сперматозоид? Возможно, можно предложить геммулы Дарвина; но каждая геммула представляет собой клетку, в то время как здесь мы имеем дело с молекулами или группами молекул. Следовательно, мы должны предположить существование особой геммулы для каждой группы молекул, и, таким образом, бесчисленные геммулы теории Дарвина следует представить увеличенными на многие миллионы. Но если мы предположим, что теория пангенезиса верна, и что геммулы действительно циркулируют в организме в сопровождении других геммул из пораженных частей мозга, и что некоторые из этих последних попадают в зародышевые клетки индивидуума, — к каким странным результатам привело бы дальнейшее развитие этой идеи? Какое непостижимое количество геммул должно встречаться в одном сперматозоиде или зародышевых клетках, если каждая из них должна содержать представителя каждой молекулы или группы молекул, которые входили в состав организма в каждый период онтогенеза. И все же таково неизбежное следствие предположения, что приобретенные молекулярные состояния определенных групп клеток могут передаваться потомству. Это предположение могло быть сделано понятным только с помощью некоторой теории *предварительного формирования*^[224], такой как пангенезис Дарвина; поскольку последняя теория, безусловно, принадлежит к этой категории. Мы должны предположить, что каждая отдельная часть тела на каждой стадии развития с самого начала представлена в зародышевой клетке в виде отдельных частиц материи, которые будут воспроизводить каждую часть тела на соответствующей стадии, когда придет их очередь развиваться.

Я лишь кратко укажу на некоторые неизбежные противоречия, в которые нас вовлекает такая теория. Одна и та же часть тела должна быть представлена в зародыше или сперматозоиде многими группами геммул, каждая группа которых соответствует различной стадии развития; ибо, если каждая часть выделяет геммулы, которые в конечном итоге воспроизводят эту часть в потомстве, ясно, что для каждой стадии развития части должны выделяться особые геммулы, чтобы воспроизвести эту идентичную стадию. И Дарвин вполне логично принимает этот вывод в своей предварительной гипотезе пангенезиса. Но онтогенез каждой части в действительности непрерывен и не состоит из отдельных стадий. Мы представляем себе, что эти стадии существуют в непрерывном ходе онтогенеза; ибо здесь, как и во всех областях природы, мы проводим искусственные разделения, чтобы сделать возможным общее представление и закрепить точки в непрерывных изменениях формы, которые произошли в действительности. Точно так же, как мы различаем последовательность видов в ходе филогенеза, хотя имел место

лишь постепенный переход, не пересекаемый резкими демаркационными линиями, так и мы говорим о стадиях онтогенеза, хотя мы никогда не можем указать, где заканчивается какая-либо стадия и начинается другая. Вообразить, что каждая отдельная стадия части присутствует в зародыше в виде отдельной группы геммул, кажется мне детской идеей, сравнимой с верой в то, что череп молодого Святого Лаврентия находится в Мадриде, в то время как череп взрослого человека можно найти в Риме.

Мы неизбежно приходим к таким представлениям, если предполагаем, что происходит передача приобретенных признаков. Одна только теория преформирования дает возможность объяснения: эпигенетическая теория совершенно неспособна оказать какую-либо помощь в достижении интерпретации. Согласно последней теории, зародыш не содержит никаких предварительно сформированных геммул, но в целом он обладает таким химическим и молекулярным строением, что при определенных обстоятельствах из него образуется вторая стадия. Например, две первые сферы сегментации могут рассматриваться как такая вторая стадия; они опять-таки обладают таким строением, что из них может возникнуть определенная третья стадия, и никакая другая, образующая четыре первые сферы сегментации. На каждой из этих стадий образующиеся сферы присущи отдельному виду и отдельному индивидууму. С третьей стадии возникает четвертая, и так далее, пока не разовьется эмбрион, а еще позже - зрелое животное, способное к самовоспроизведению. Ни одна из частей такого животного первоначально не присутствовала в виде отдельных частей в яйце, из которого оно развилось, какими бы крошечными мы ни представляли себе эти части. Если теперь наследственная особенность проявляется в каком-либо органе зрелого животного, это будет следствием предшествующих стадий развития, и если бы мы были в состоянии исследовать молекулярную структуру всех этих стадий вплоть до яйцеклетки, мы могли бы проследить до последней некоторое незначительное различие в молекулярном строении, которое отличало бы ее от любой другой яйцеклетки того же вида и которому было суждено стать причиной последующего появления этой особенности у зрелого животного. Только с помощью какой-либо такой гипотезы мы можем понять причину наследственных индивидуальных различий и склонности к наследственным заболеваниям. Наследственная эпилепсия была бы понятна таким образом, то есть когда заболевание является врожденным, а не вызвано присутствием микробов, как это предположительно имеет место при искусственно вызванной эпилепсии.

Теперь возникает вопрос, можем ли мы представить себе связь такой травматической и, следовательно, приобретенной эпилепсии с зародышевыми клетками. Очевидно, что это невозможно в соответствии с эпигенетической теорией развития, описанной выше. Каким образом на зародышевые клетки могут влиять молекулярные или гистологические изменения в варолиевом мосту и продолговатом мозге? Даже если мы предположим, ради аргументации, что центральная нервная система оказывает трофическое влияние на зародышевые клетки, и что такое влияние может заключаться в чем-то большем, чем вариации условий питания, и может даже включать способность изменять молекулярный состав зародышевой плазмы, несмотря на ее обычную стабильность; даже если мы согласимся с этими предположениями, как можно представить, что произведенные изменения будут иметь точную природу и в точном направлении, необходимые для того, чтобы придать зародышевой плазме молекулярную структуру первой онтогенетической стадии эпилептического индивидуума? Каким образом последняя онтогенетическая стадия ганглиозных клеток моста и продолговатого мозга такой особи может наложить отпечаток на зародышевую плазму в зародышевых клетках того же животного - на самом деле это не особая структурасамой стадии, а такое молекулярное

строение, которое обеспечит окончательное проявление эпилепсии у потомства? Теория эпигенеза не допускает, что части взрослой особи содержатся в зародыше в виде предварительно сформированных материальных частиц, и, следовательно, эта теория не может допустить, чтобы что-либо добавлялось к зародышевой плазме; но, принимая выдвинутое выше предположение, мы вынуждены предположить, что молекулярная структура всей зародышевой плазмы изменена в незначительной степени.

Негели совершенно прав, утверждая, что носителем наследственных тенденций может выступать только твердая протоплазма, в противоположность жидкой части, то есть той части протоплазмы, которая перешла в раствор. Это, по-видимому, несомненно подтверждается тем фактом, что количество материала, предоставляемого родителем-самцом для развития эмбриона, почти у всех животных намного меньше, чем количество, предоставляемое родительницей-самкой.

У млекопитающих доля, вносимая отцом, вероятно, составляет лишь около стомиллиардной доли от доли, вносимой матерью, и все же, тем не менее, влияние первого на наследственность в среднем равно влиянию последнего^[225]. Теперь, с точки зрения эпигенеза, ни одна молекула мозга животного, страдающего эпилепсией, не может достичь зародышевой клетки иначе, как в состоянии раствора, и, следовательно, прямое увеличение зародышевой плазмы не может быть отнесено к таким молекулам, совершенно независимо от того факта, что такое добавление, даже если это возможно, не может иметь никакой ценности, потому что последняя стадия эпилептической тенденции должна быть представлена в нервных клетках и нервных волокнах больного мозга, в то время как первая стадия должна быть представлена в зародышевой клетке.

Можно с уверенностью утверждать, что согласно теории эпигенеза на зародышевые клетки нельзя повлиять иначе, как в том, что касается их питания. Можно представить, что изменения в питании происходят из-за изменяющегося трофического влияния нервной системы на половые органы, но структура зародышевой плазмы не может быть изменена простыми изменениями в питании или, во всяком случае, она не может быть изменена в том отчетливом направлении, которое требуется для предполагаемой передачи приобретенной эпилепсии.

Таким образом, передача искусственно вызванной эпилепсии не может быть объяснена ни с точки зрения эпигенетической теории, ни с точки зрения теории предварительного формирования; это можно сделать понятным, только если предположить, что появление болезни у потомства зависит от интродукции и присутствия живых микробов, а именно микробов. Предполагаемая передача этой искусственно вызванной болезни является единственным определенным примером, который до сих пор приводился в подтверждение передачи приобретенных признаков. Я полагаю, что показал, что такая поддержка обманчива не потому, что существует какая-либо неопределенность относительно факта самой передачи, а потому, что это передача, которая не может зависеть от наследственности и, по всей вероятности, вызвана инфекцией.

С тех пор как я начал сомневаться в передаче приобретенных признаков, я не смог встретить ни одного примера, который мог бы поколебать мою убежденность. Было много случаев, когда наследственная передача была четко установлена, но ни в одном из них не было никаких оснований предполагать, что переданные признаки действительно были приобретенными. Например, Фриц Мюллер недавно сообщил мне об одном случае, в котором, по его мнению, не может быть никаких сомнений в передаче приобретенных признаков. Его наблюдения

настолько интересны в нескольких отношениях, что я приведу их здесь. В своем письме он пишет: "Среди ублюдков двух видов *Abutilon*, у которых я никогда не наблюдал шестиугольных цветков, было единственное растение с несколькими такими соцветиями. Поскольку эти цветы стерильны от пыльцы одного и того же растения, я был вынужден удобрить их пыльцой другого растения, несущего только пятицветные цветки, чтобы получить семена от первого. В течение трех недель я изучал все цветки растения, выращенного из таких семян, и обнаружил 145 пятисерийных, 103 шестисерийных и 13 семисерийных цветков. Аналогичным образом я исследовал цветки другого растения, полученные из семян, полученных от пятицветных цветков того же родительского растения. Там было 454 пятицветных и 6 шестицветковых цветка, и, следовательно, только $1 \cdot 3$ процента. из последних.

Безусловно, следует признать, что большая доля аномальных шестилапых цветков зависит от наследственности в приведенном выше примере; но шестилапное состояние не является приобретенным признаком; это просто первое проявление нового врожденного признака. Это не связано с реакцией растительного организма на какой-то внешний стимул, поскольку оно появилось у растения, подвергшегося воздействию условий, сходных с теми, которые действовали на другое растение, давшее только обычные пятицветные цветки. Следовательно, это должно было быть результатом тенденций, которые присутствовали в зародыше, из которого развилось само растение, либо как спонтанное изменение в зародышевой плазме, либо в результате комбинации двух родительских зародышевых плазм — комбинации, которая может привести к появлению или реальности нового признака. Мы знаем, что зародышевая плазма каждого индивидуума не является простым веществом, а обладает очень сложным составом, поскольку она состоит из ряда наследственных зародышевых плазм, представленных в очень разных пропорциях. Теперь, хотя мы ничего не можем узнать непосредственно о процессах роста зародышевой плазмы и возникающих в результате этого онтогенетических стадиях, все же мы знаем, главным образом из наблюдений за человеком, что признаки предков проявляются у потомства в очень разных сочетаниях и с очень разной степенью выраженности. Возможно, это можно объяснить, предположив, что при объединении родительской зародышевой плазмы, которое происходит при оплодотворении, содержащиеся в ней предковые зародышевые плазмы соединяются по-разному и, таким образом, начинают расти с разной силой. Определенные наследственные зародышевые плазмы встретятся и вместе произведут двойной эффект: другие противоположные зародышевые плазмы нейтрализуют друг друга; и между этими двумя крайностями возникнут все промежуточные условия. И эти комбинации будут иметь место не только при оплодотворении, но и на каждом этапе всей онтогенетической истории, поскольку каждый этап представлен своей идиоплазмой, которая сама состоит из наследственных идиоплазм.

Мы еще не знаем достаточно, чтобы быть в состоянии подробно доказать, каким образом новые признаки могут возникнуть из такой комбинации различных видов зародышевой плазмы. И все же мне кажется, что такой взгляд, например, в случае вариации бутонов, безусловно, наиболее естественен. Действительно, есть единственный пример, на котором мы можем в какой-то степени понять, как с помощью этих средств может возникнуть новый персонаж. У некоторых канареечных птиц есть пучок перьев на голове, но если две такие птицы объединены в пару, их потомки обычно с непокрытыми головами, вместо того, чтобы иметь более крупные пучки^[226]. Формирование хохолка зависит от того факта, что перья скудные и фактически отсутствуют на части кожи головы. Теперь, когда скудное оперение обоих родителей сочетается в потомстве, у последнего голова непокрыта. Следовательно, в результате сочетания наследственных

признаков возникает новый признак (непокрытость головы), который вряд ли когда-либо встречался у предков существующих канареек.

Мы не знаем причин, которые привели к тому, что у цветка на один лепесток больше обычного, так же как не можем объяснить, почему у одной морской звезды пять, а у другой - шесть лучей. Мы не можем разгадать детали таинственной взаимосвязи между двумя родительскими зародышевыми плазмами, каждая из которых состоит из бесчисленного количества предковых зародышевых плазм от первой и второй до n -й степени. Но, тем не менее, мы можем утверждать в общих чертах, что такие нарушения являются результатом сложной борьбы между зародышевой плазмой в яйцеклетке и идиоплазмами на последующих стадиях развивающегося организма, и что они не являются результатом внешних воздействий.

Если, однако, приобретенные признаки выдвигаются на первый план в связи с вопросом о трансформации видов, термин "приобретенный" должен применяться только к тем признакам, которые возникают не изнутри организма, а как реакция организма на какой-либо внешний стимул, чаще всего как следствие усиленного или ослабленного использования органа или части. Затем мы должны выяснить, могут ли измененные условия жизни, заставляя организм усваивать новые привычки, такими средствами привести прямо, а не косвенно, через естественный отбор, к трансформации вида; или же эффекты расширенного или уменьшенного использования определенных частей тела, подразумеваемые новыми привычками, ограничены самим индивидуумом и, следовательно, бессильны произвести какую-либо прямую модификацию вида.

Наблюдение Фрица Мюллера интересно и в другом отношении: оно, по-видимому, противоречит моим взглядам на наследственность, выраженным в теории непрерывности зародышевой плазмы. Если отдельный цветок может передать своим потомкам особые особенности, которыми не обладали его предки, мы, по-видимому, приходим к выводу, что наследственная зародышевая плазма не перешла в рассматриваемый цветок, но что образовалась новая зародышевая плазма, поскольку новые признаки происходят от самого цветка, а не от кого-либо из его предков. Я думаю, однако, что это наблюдение допускает другую интерпретацию: образец *Abutilon* со многими сотнями цветков - это не отдельная особь, а колония, состоящая из множества особей, возникших путем отпочковывания от первой особи, развившейся из семени.

Я до сих пор не рассматривал почкование в связи с моими теориями, но очевидно, что это должно быть объяснено с моей точки зрения предположением, что зародышевая плазма, переходящая в зародышевую особь, состоит не только из неизменной идиоплазмы первой онтогенетической стадии (зародышевой плазмы), но и из этого вещества, измененного настолько, чтобы соответствовать измененной структуре особи, которая возникает из нее, а именно. безродный побег, который вырастает из стебля или ветвей. Изменение должно быть очень слабым и, возможно, совсем незначительным, поскольку возможно, что различия между вторичными побегами и первичным растением могут главным образом зависеть от изменившихся условий развития, которые происходят под землей в последнем случае, и в тканях растения в первом. Таким образом, мы можем представить, что идиоплазма, когда она развивается в цветущий побег, одновременно производит зародышевые клетки, которые находятся в последнем. Таким образом, мы приближаемся к пониманию наблюдения Фрица Мюллера; ибо, если весь побег, производящий цветок, происходит из той же идиоплазмы,

которая также формирует его зародышевые клетки, мы можем легко понять, почему последние должны содержать те же наследственные тенденции, которые ранее были выражены в цветке, породившем их. Тот факт, что вариации могут происходить в одном побеге, зависит от описанных выше изменений, которые происходят в идиоплазме в ходе ее роста в результате различных пропорций, в которых в ней могут содержаться наследственные идиоплазмы.

Наблюдение Фрица Мюллера дает прекрасное подтверждение этой точки зрения, поскольку, если бы сам цветок передавал гексамерное состояние своим зародышевым клеткам, мы не могли бы понять, почему некоторые из чрезвычайно редких гексамерных цветков были получены в результате скрещивания двух пятимерных цветков в контрольном эксперименте. Объяснение этому факту можно найти только в предположении, что зародышевая плазма, содержащаяся в материнском растении, в процессе своего роста и последующего распространения по всем ветвям колонии организовалась в комбинацию идиоплазм, которая всякий раз, когда она преобладала (как это было в определенных местах), обязательно приводила к образованию шестиугольных цветков. Я не буду рассматривать здесь вопрос о том, следует ли рассматривать эту комбинацию как пример реверсии, или же она представляет собой нечто новое. Такой вопрос не имеет значения для нашей настоящей цели; но шестигранные цветки в контрольном эксперименте, по моему мнению, доказывают, что зародышевая плазма, содержащая требуемую комбинацию, была распределена в материнском растении и также существовала, но в недостаточном количестве, в побегах, которые не дали никаких шестигранных цветков.

Приложение V. О происхождении партеногенеза^[227].

Преобразование гетерогенности в чистый партеногенез, очевидно, было вызвано другими причинами, а также теми, которые упоминались в основной части этой статьи. Другие, совершенно иные обстоятельства также сыграли свою роль в его возникновении. Чистый партеногенез может быть произведен без промежуточного условия гетерогенности. Так, например, чистый и исключительный партеногенез, с помощью которого крупный филлоподовый ракообразный, *Apus*, воспроизводится в большинстве мест его обитания, возник не из-за потери ранее существовавших половых поколений, а просто из-за отсутствия самцов, сопровождаемого одновременным приобретением самками способности производить яйца, не требующие оплодотворения. Это подтверждается тем фактом, что самцы встречаются в определенных разрозненных колониях этого вида, а иногда они даже присутствуют в значительном количестве. Но даже если бы мы не знали об этих фактах, те же выводы, тем не менее, можно было бы сделать из того факта, что *Apus* производит яйца только одной формы, а именно. отдыхающие яйца с твердой скорлупой. В каждом случае, когда партеногенез впервые был введен в чередование с половым размножением, покоящиеся яйца производятся последними поколениями, в то время как партеногенетические поколения производят яйца с тонкой скорлупой, в которых эмбрион развивается и вылупляется очень быстро. Таким образом, партеногенез приводит к быстрому увеличению колонии. У *Ari* такое увеличение числа особей достигается совершенно другим способом, а именно. тем фактом, что все животные становятся самками, которые производят яйца в очень раннем возрасте и продолжают производить их, увеличивая плодовитость на протяжении всей своей жизни. Таким образом, на дне водоема, в котором обитает колония, скапливается огромное количество яиц, так что после того, как он высохнет, несмотря на потери от различных разрушительных факторов, все равно останется

достаточное количество яиц для размножения многочисленной колонии, как только бассейн снова наполнится.

Эта форма партеногенетического размножения особенно хорошо подходит для нужд видов, обитающих в небольших водоемах, которые полностью зависят от выпадения осадков и которые могут исчезнуть в любой момент. В этих случаях время, в течение которого может существовать колония, часто слишком мало, чтобы позволить произвести несколько поколений даже из быстро развивающихся летних яиц. При таких обстоятельствах бассейн часто внезапно пересыхал до того, как проходила серия партеногенетических поколений и, следовательно, до появления полового поколения и покоящихся яиц. Во всех подобных случаях колония была бы уничтожена.

Это соображение могло бы навести нас на мысль, что ракообразные, такие как *Daphnidae*, которые развиваются путем гетерогенности, вряд ли смогли бы существовать в небольших водоемах, заполняемых дождем; но и здесь природа справилась с этой трудностью, применив другое приспособление. Как я показал в предыдущей статье^[228], гетерогенность видов *Daphnidae*, которые населяют такие бассейны, изменена таким образом, что только первое поколение, произведенное из покоящихся яиц, состоит из чисто партеногенетических самок, в то время как второе включает множество половых животных, так что образуются и откладываются покоящиеся яйца, и обеспечивается продолжение существования колонии через несколько дней после того, как он был впервые основан, а именно после появления первого поколения.

Но также несомненно, что у дафний гетерогенность может перейти в чистый партеногенез из-за отсутствия половых поколений. По-видимому, это имело место у определенных видов *Bosmina* и *Chydorus*, хотя, возможно, только в тех колониях, продолжительность существования которых обеспечена на весь год, а именно те, которые обитают в озерах, водопроводах или колодцах, в которых вода не может замерзнуть. У некоторых насекомых (например, у *Rhodites rosae*) чистый партеногенез, по-видимому, происходит аналогичным образом, в результате отсутствия самцов.

Но полезность, которую мы можем рассматривать как причину партеногенеза, отнюдь не во всех случаях столь очевидна. Иногда, особенно у некоторых видов остракод, его появление кажется почти простым капризом природы. В этой группе ракообразных один вид может быть чисто партеногенетическим, в то время как второй размножается половым путем, а третий - чередованием двух методов; и все же все эти виды могут быть очень тесно связаны и часто могут жить в одной местности и, по-видимому, вести один и тот же образ жизни. Но не следует забывать, что лишь с величайшим трудом мы можем приобрести знания о деталях жизни этих мельчайших форм, и что там, где мы можем распознать только внешне идентичные условия, могут существовать чрезвычайно важные различия в питании, привычках, врагах и средствах, с помощью которых им противостоят, а также в способе захвата добычи — обстоятельства, которые могут поставить два вида, обитающих в одной местности, на совершенно разные основы существования. Это не просто вероятно, что это так; ибо тот факт, что определенные виды модифицировали свои способы размножения, сам по себе является достаточным доказательством справедливости только что сделанных выводов.

Тот факт, что разные методы размножения могут быть получены в разных колониях одного и того же вида, хотя и с совершенно одинаковыми привычками, может зависеть от различий во внешних условиях (как у *Bosmina* и *Chydorus*, упомянутых выше) или от того факта, что переход

от полового размножения к партеногенетическому не осуществляется с одинаковой легкостью и быстротой во всех колониях одного и того же вида. До тех пор, пока самцы продолжают появляться в колонии *Ари*, половое размножение не может полностью исчезнуть. Хотя мы не в состоянии оценить с какой-либо степенью уверенности причины, по которым определяется пол, мы, тем не менее, можем с уверенностью утверждать, что такие определяющие влияния могут быть различными в двух широко разделенных колониях. Однако, как только партеногенез станет выгодным для вида, обеспечивая его существование более эффективно, чем половое размножение, преимущество получают не только колонии, производящие наименьшее количество самцов, но и в пределах самой колонии преимущество получают те самки, которые производят яйца, способные развиваться без оплодотворения. Когда самцы присутствуют лишь в небольшом количестве, должно быть очень неопределенно, будет ли оплодотворена какая-либо данная самка: следовательно, если яйцеклетки такой самки требуют оплодотворения для развития, ясно, что существует большая опасность полного отказа от выполнения этого необходимого условия. Другими словами: — как только какие-либо самки начинают производить яйцеклетки, способные к развитию без оплодотворения, с этого самого времени возникает тенденция к потере полового размножения. Однако, по-видимому, способность производить яйца, которые могут развиваться без оплодотворения, очень широко распространена среди членистоногих.

Приложение VI. Теория наследственности У. К. Брукса^[229].

Единственная теория наследственности, которая, по крайней мере, в одном пункте, согласуется с моей собственной, была выдвинута два года назад У. К. Бруксом из Балтимора^[230]. Точка соприкосновения заключается в том факте, что Брукс также рассматривает половое размножение как средство, используемое природой для того, чтобы вызвать вариации. Однако способ, которым, по его предположению, возникает изменчивость, сильно отличается оттого, который предлагается в моей теории, и наши фундаментальные концепции также сильно расходятся. В то время как я рассматриваю непрерывность зародышевой плазмы как основу моей теории наследственности и поэтому полагаю, что постоянная наследственная изменчивость могла возникнуть только в результате какого-либо прямого изменения в зародышевой плазме, вызванного внешними воздействиями, или в результате разнообразных комбинаций, которые происходят из-за смешения двух индивидуально отличных зародышевых плазм при каждом акте оплодотворения, Брукс, с другой стороны, основывает свою теорию на передаче приобретенных признаков и на идее, которую я ранее назвал "циклическим развитием зародышевой плазмы".

Теория наследственности Брукса является модификацией пангенезиса Дарвина, поскольку Брукс также предполагает, что мельчайшие геммулы выделяются каждой клеткой тела высших организмов; но такие геммулы выделяются не всегда и при любых обстоятельствах, а только когда клетка подвергается воздействию непривычных условий. В течение сохранения обычных условий, к которым она приспособлена, клетка продолжает выполнять свои особые функции как часть организма, но как только условия жизни становятся неблагоприятными и ее функции нарушаются, клетка "выбрасывает мельчайшие частицы, которые являются ее зародышами или геммулами".

Затем эти геммулы могут проникнуть в любую часть организма; они могут проникнуть в яйцеклетку в яичнике или могут проникнуть в бутон, но мужские зародышевые клетки обладают особой способностью привлекать их и накапливать в себе.

Согласно Бруксу, изменчивость возникает как следствие того факта, что каждая геммула сперматозоида соединяется во время оплодотворения с той частью яйцеклетки, которой в ходе развития суждено стать клеткой, соответствующей той, из которой произошла геммула.

Теперь, когда эта клетка развивается у потомства, она, как гибрид, должна иметь тенденцию к изменчивости. Сами яйцеклетки, как и клетки, подчиняются тем же законам; и клетки организма будут продолжать изменяться до тех пор, пока одна из вариаций не будет использована естественным отбором. Как только это происходит, организм становится, *ipso facto*, приспособленным к своим условиям; и производство геммул прекращается, а вместе с этим и само проявление изменчивости, поскольку клетки организма тогда получают все свои качества от яйцеклетки и, не будучи более гибридными, не имеют тенденции изменяться. По той же причине сами яйцеклетки также перестанут изменяться, и благоприятная изменчивость будет передаваться из поколения в поколение в стереотипной последовательности, пока не возникнут неблагоприятные условия, которые снова приведут к новой склонности к изменчивости.

Таким образом, Брукс^[231] пытается выступить посредником между Дарвином и Ламарком, поскольку он предполагает, с одной стороны, что внешние воздействия изменяют тело или одну из его частей, в то время как, с другой стороны, природа успешных вариаций определяется естественным отбором. Однако между взглядами Брукса и Дарвина существует разница, хотя и не принципиальная. Дарвин также считает, что организм становится изменчивым под действием внешних воздействий, и он далее предполагает, что изменения, приобретенные таким образом, могут быть переданы зародышу и переданы потомству. Но согласно его гипотезе, каждая часть организма постоянно выбрасывает геммулы, которые могут накапливаться в зародышевых клетках животного, в то время как, согласно Бруксу, это происходит только в тех частях, которые помещены в неблагоприятные условия или функция которых каким-либо образом нарушена. Таким образом, изобретательный автор пытается уменьшить невероятное количество геммул, которые, согласно теории Дарвина, должны накапливаться в зародышевых клетках. В то же время он пытается показать, что всегда должны меняться те части тела, которые уже не очень хорошо приспособлены к условиям жизни.

Боюсь, однако, что Брукс смешивает две вещи, которые на самом деле очень разные и которые обязательно следует рассматривать отдельно, если мы хотим прийти к правильным выводам: а именно, приспособление части тела к самому телу и его приспособление к внешним условиям. Первая из этих адаптаций может существовать без второй. Как могут изменяться те части тела, которые плохо приспособлены к внешним условиям, но, тем не менее, находятся в полной гармонии с другими частями тела? Если условия жизнедеятельности клеток, составляющих рассматриваемую часть, должны стать неблагоприятными для того, чтобы геммулы, вызывающие вариации, могли быть отброшены, очевидно, что в упомянутом выше случае такого результата не произошло бы. Предположим, например, что шипы ежа недостаточно длинные или заостренные, чтобы обеспечить защиту животному, как такое неблагоприятное развитие событий могло бы послужить поводом для выпадения геммул и, как следствие, изменчивости шипов, поскольку эпидермальная ткань, в которой возникают эти структуры,

остается при совершенно нормальных и благоприятных условиях, какой бы длины или остроты ни достигли шипы? Состояние эпидермиса не подвергается неблагоприятному воздействию, поскольку из-за коротких и тупых шипов численность ежей сокращается до намного меньшего среднего уровня. Или рассмотрим случай с коричневой гусеницей, которая получила бы большое преимущество, став зеленой; какие есть основания полагать, что клетки кожи помещены в неблагоприятные условия, потому что из-за коричневого цвета их враги обнаруживают гораздо больше гусениц, чем было бы, если бы цвет был зеленым? И то же самое происходит со всеми адаптациями. Гармония между частями организма является необходимым условием существования индивида. Если этого не хватает, индивид обречен; но такая гармония между какой-либо одной частью и всеми остальными, то есть надлежащее питание для каждой части и адекватное выполнение ее надлежащих функций, никогда не может быть нарушена тем фактом, что рассматриваемая часть недостаточно приспособлена к внешним условиям жизни. Согласно Дарвину, все клетки организма постоянно выбрасывают геммулы, и против такого предположения нельзя выдвинуть никаких подобных возражений. Можно только возразить, что это предположение никогда не было доказано и что оно крайне маловероятно.

Еще одно существенное различие между теорией пангенезиса Дарвина и гипотезой Брукса заключается в том факте, что Брукс считает, что мужские и женские зародышевые клетки играют разную роль и что они имеют тенденцию в разной степени заряжаться геммулами, причем яйцеклетка содержит гораздо меньшее их количество, чем сперматозоид. Согласно Бруксу, яйцеклетка - это консервативный принцип, обеспечивающий постоянную передачу истинных признаков расы или биологического вида, в то время как он считает, что сперматозоид - это прогрессивный принцип, вызывающий вариации.

Поэтому считается, что трансформация видов происходит по большей части следующим образом: те части, которые под действием внешних воздействий оказались в неблагоприятных условиях и которые изменились, выбрасывают геммулы, которые достигают сперматозоидов, а последние при оплодотворении еще больше распространяют вариацию. Увеличение вариабельности происходит потому, что геммулы, которые достигают яйцеклетки через сперматозоид, могут объединяться или конъюгироваться с частями первого, которые не являются точными эквивалентами клеток, из которых возникли геммулы, а лишь очень близко связаны с ними. Брукс называет это "гибридизацией" и приходит к выводу, что точно так же, как гибриды более изменчивы, чем чистые виды, такие гибридизованные клетки также более изменчивы, чем другие клетки.

Автор попытался проработать детали своей теории с большой изобретательностью и, насколько это возможно, подкрепить свои предположения фактами. Более того, нельзя отрицать, что существуют определенные факты, которые, по-видимому, указывают на то, что мужская зародышевая клетка играет иную роль, чем женская зародышевая клетка, в формировании нового организма.

Например, хорошо известно, что потомство лошади и осла отличается, когда родителем мужского пола является лошадь, от того, что происходит, когда родителем мужского пола является осел. Жеребец и ослица женского пола производят кролика, который больше похож на лошадь, в то время как осел мужского пола и кобыла производят мула, который, как говорят, больше похож на осла^[232]. Я воздержусь от рассмотрения здесь мнения нескольких авторов (Дарвина, Флоуренса и Бехштейна) о том, что влияние осла сильнее в обоих случаях,

преобладая в меньшей степени только тогда, когда осел является родительницей женского пола; и я ради краткости соглашусь с мнением Брукса о том, что в этих случаях влияние отца больше, чем влияние матери. Если бы это было так при любом скрещивании между различными видами и во всех случаях нормального оплодотворения, мы были бы вынуждены заключить, что влияние мужской и женской зародышевой плазмы на потомство всяком случае, различается по силе. Но это далеко не всегда так, поскольку даже у лошадей может происходить обратное. Таким образом, утверждается, что некоторые скаковые лошади женского пола всегда передавали свои собственные особенности, в то время как другие позволяли преобладать особенностям жеребца.

В человеческом роде влияние матери преобладает так же часто, как и влияние отца, хотя во многих семьях большинство детей могут пойти по стопам любого из родителей. Тем не менее вряд ли найдется хоть одна большая семья, в которой все дети пошли бы в одного родителя. Если мы теперь попытаемся объяснить преобладающее влияние одного из родителей предположением о большей силе наследственной силы, не исследуя сначала какой-либо более глубокой причины, я думаю, единственный вывод, подтверждаемый имеющимися перед нами фактами, состоит в том, что эта сила редко или никогда не бывает одинаковой у обеих конъюгирующих зародышевых клеток, но что даже внутри одного и того же вида иногда самец, а иногда самка сильнее, и что сила может даже различаться у разных потомков одних и тех же особей, как мы так часто наблюдаем в человеческих семьях. Следовательно, яйцеклетки одной и той же матери, созревающие одна за другой, а также сперматозоиды одного и того же отца должны представлять различия в силе своей наследственной способности. Поэтому вряд ли стоит удивляться тому, что относительная наследственная способность зародышевых клеток у разных видов должна различаться, хотя мы пока не можем понять, почему это должно быть так.

Было бы не очень трудно сделать эти факты понятными в общих чертах, обратившись к физиологическим принципам. Количество зародышевой плазмы, содержащейся в зародышевой клетке, очень мало, и вместе с идиоплазмами различных стадий онтогенеза, к которым она приводит, оно должно постоянно увеличиваться путем ассимиляции в ходе развития организма. Если бы теперь эта способность к ассимиляции менялась по интенсивности, последовал бы относительно быстрый рост идиоплазмы, полученной от одного из родителей, а вместе с этим и преобладание наследственных тенденций данного родителя. Итак, очевидно, что нет двух клеток одного и того же типа, которые были бы полностью идентичны, и, следовательно, должны существовать различия в их способности к ассимиляции. Таким образом, становятся объяснимыми различные наследственные свойства яйцеклеток, образующихся из одного и того же яичника, и еще легче - различные свойства зародышевых клеток, образующихся в яичниках или семенниках разных особей одного и того же вида; легче всего из всех различий, наблюдаемых в этом отношении, между зародышевыми клетками разных видов.

Конечно, эта наследственная способность всегда относительна, что может быть легко доказано скрещиванием между различными видами и расами. Таким образом, при скрещивании хвостатого голубя с хохотушкой преобладают признаки первого, но при скрещивании с дутым голубем преобладают признаки последнего.^[233] Факты, полученные в результате скрещивания гибридов с одним из чистых родительских видов, вместе с учетом результирующей степени изменчивости, кажутся мне еще более неблагоприятными для точки зрения Брукса. Мне кажется, что они допускают интерпретацию, отличную от предложенной им самим; и когда он

продолжает использовать вторичные половые признаки для целей своей теории, я полагаю, что его интерпретацию фактов можно легко оспорить. Вряд ли возможно сделать вывод, что изменчивость обусловлена родительским самцом, поскольку самцы многих видов животных более изменчивы или дальше отклоняются от исходного типа, чем самки. Безусловно, верно, что у многих видов мужской пол взял на себя инициативу в процессах трансформации, в то время как женский пол последовал за ним, но нетрудно найти лучшее объяснение этому факту, чем то, которое дает предположение, "что что-то внутри животного заставляет самца руководить, а самку следовать за ним в эволюции новых пород". Брукс с большой изобретательностью привел некоторые примеры, которые не могут быть с полной уверенностью объяснены теорией полового отбора Дарвина, но это едва ли дает нам право считать эту теорию в целом недостаточной и прибегать к теории наследственности, которая столь же сложна, сколь и невероятна. Вся идея перехода геммул из измененных частей тела в зародышевые клетки основана на недоказанном предположении, что приобретенные признаки могут передаваться. Идея о том, что мужская зародышевая клетка играет в построении эмбриона иную роль, чем женская, кажется мне несостоятельной, особенно потому, что она противоречит простому наблюдению, что в целом человеческие дети наследуют от отца столько же, сколько и от матери.

Сноски для приложений к эссе V.

199. Приложение к странице 257.

200. l. c., стр. 118.

201. l. c., стр. 118.

202. Приложение к странице 258.

203. l. c., стр. 137.

204. Compare Brücke, 'Farbenwechsel des Chamäleon.' Wien. Sitzber. 1851. Also Leydig, 'Die in Deutschland lebenden Saurier,' 1872.

205. 'Философские труды', т. cxlviii. 1858, стр. 627-644.

206. Adler, 'Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden,' Deutsche entom. Zeitschr. XXI., 1877, p. 209; and by the same author, 'Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen,' Zeitschr. f. wiss. Zoöl., Bd. XXXV. 1880, стр. 151.

207. Beyerinck, 'Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen,' Verhandl. d. Amsterd. Akad. d. Wiss. Bd. XXII. 1883.

208. l. c., стр. 144.

209. [В настоящее время известно, что многие такие гусеницы действительно изменяют окраску под воздействием окружающей среды, но этот процесс, по-видимому, является косвенным и приобретает вторично в результате действия естественного отбора, подобно изменению окраски у хамелеона, лягушек, рыб и т.д.; Хотя раздражение светом действует на глаза последних животных и на кожу гусеницы. Смотрите седьмое эссе (стр. 394-397) для более подробного описания. — Е. Б. П.]

210. l. c., стр. 150.

211. Чтобы максимально упростить ситуацию, я предполагаю, что насекомоядная птица питается одним видом насекомых и что насекомое подвергается нападению только одного вида птиц.

212. Английское издание, переведенное Д'Арси У. Томпсон, Б.А. Лондон, 1883, стр. 509 и далее.

213. Приложение к странице 260.

214. Ч. Дарвин, 'Об оплодотворении орхидей насекомыми'. Лондон, 1877.

215. Compare Hermann Müller, 'Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider.' Leipzig, 1873. Смотрите также множество статей того же автора в 'Космосе' и других периодических изданиях. Эти более поздние статьи включены в английский перевод Д'Арси У. Томпсона.

216. "Лекции по физиологии растений", переведенные Х. Маршаллом Уордом, Оксфорд, 1887, стр. 47.

217. Приложение к странице 267.

218. Браун-Секар, 'Исследования эпилепсии; ее искусственное развитие у животных и ее этиология, природа и лечение'. Бостон, 1857. Также различные статьи того же автора в "Журнале физиологии человека", тома I и III, 1858, 1860, и в "Архиве нормальной и патологической физиологии", тома I-IV, 1868-1872.

219. 'Oesterreichische medicinische Jahrbücher.' Jahrgang, 1875, p. 179.

220. Прямая передача болезнетворных микробов через репродуктивные клетки в последнее время стала вероятной в случае туберкулеза, поскольку бациллы были обнаружены в бугорках в легких восьмимесячного новорожденного теленка, мать которого в то время была поражена острым туберкулезом. Однако не исключено, что инфекция могла возникнуть через плаценту. See 'Fortschritte der Medicin,' Bd. III, 1885, c. 198.

221. Compare Unvericht, 'Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Epilepsie.' Berlin, 1883. Что касается вопроса о передаче по наследству, то часть мозга, в которой расположен эпилептический центр, не имеет значения.

222. Compare Ziemssen's Handbuch der spec. Pathologie und Therapie.' Bd. XII. 2. Hälfte; Artikel 'Epilepsie und Eklampsie.' Leipzig, 1877.

223. l. c., стр. 269.

224. Общеизвестно, что более ранние физиологи верили в то, что называлось "эволюционной теорией", или "теорией предварительного формирования". Это предполагает, что зародыш содержит в мельчайшей форме все полностью развитое животное. Все части взрослого организма предварительно формируются в зародыше, и развитие заключается только в росте этих частей и их более совершенном расположении. Эта теория была общепринятой до середины прошлого века, когда Каспар Фридрих Вольф выдвинул теорию 'эпигенеза', которая с тех пор является доминирующей. Это предполагает, что никакие особые части зародыша не являются предобразованиями определенных частей полностью развитого животного и что эти последние возникают в результате ряда изменений в зародыше, который постепенно дает им начало. В наше время теория предобразования была возрождена в менее грубой форме, как показывают идеи Нагели и "пангенезис" Дарвина. — A. W., 1888.

225. Nägeli, l. c. p. 110.

226. См. Дарвин, "Изменчивость животных и растений при одомашнивании". 1875. Том I. стр. 311.

227. Приложение к странице 290.

228. Weismann, 'Naturgeschichte der Daphnoiden,' Zeitschrift f. wiss. Зоол. XXIII. 1879.

229. Приложение к странице 277.

230. Сравните У. К. Брукса, 'Закон наследственности, изучение причин изменчивости и происхождение живых организмов'. Балтимор, 1883.

231. l. c., стр. 82.

232. Похоже, это общее мнение (см. Цитату из Хаксли в книге Брукса 'Наследственность', стр. 127); но я скорее сомневаюсь, существует ли такая постоянная разница между мулами и кроликами. Более того, я не могу согласиться с мнением, что мулы всегда больше похожи на осла, чем на лошадь. Я видел много мулов, которые имели гораздо большее сходство с последними. Я полагаю, что в настоящее время невозможно решить, существует ли постоянная разница между мулами и кроликами, потому что последних можно увидеть очень редко, а также потому, что мулы чрезвычайно изменчивы. Прошлой зимой я попытался решить этот вопрос, тщательно изучив итальянских мулов, но не смог наткнуться ни на одного кролика. Эти гибриды выводятся очень редко, потому что считается, что они чрезвычайно упрямы и вспыльчивы. Впоследствии я видел двух настоящих кроликов в Сельскохозяйственном институте профессора Кюна в Галле. Эти крольчата ни в коей мере не соответствовали общепринятому мнению, ибо были вполне сговорчивыми и добродушными. Они больше походили на лошадей, чем на ослов, хотя размерами напоминали последних. В этом случае было совершенно очевидно, что одним из родителей был жеребец, а другим — ослица женского пола. - A. W. 1889.

233. Дарвин, "Изменчивость животных и растений при одомашнивании", 1875, Том II. стр. 41.

VI.

ОТ ЧИСЛА ПОЛЯРНЫХ ТЕЛ И

ИХ ЗНАЧЕНИЕ В НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

1887.

О КОЛИЧЕСТВЕ ПОЛЯРНЫХ ТЕЛ И ИХ ЗНАЧЕНИИ В НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

ПРЕДИСЛОВИЕ.

Нижеследующая статья находится в тесной связи с серией коротких эссе, которые я время от времени публиковал с 1881 года. В первом из них говорилось о "Продолжительности жизни", а в последнем - о "Значении полового размножения". Настоящее эссе самым тесным образом связано с исследованием 'Непрерывности зародышевой плазмы' и, фактически, выросло из объяснения значения полярных тел в яйцеклетке животного, выдвинутого в этом эссе. Это объяснение покоилось на надежном и прочном фундаменте, и сейчас я могу утверждать это с еще большей уверенностью, чем в то время. Она основывалась на идее, что в яйцеклетке, клетке с высокой степенью гистологической дифференцировки, два различных вида ядерного вещества оказывают свое влияние один за другим. Но продолжение исследований показало мне, что объяснение, построенное на этой идее, верно лишь частично и что оно не исчерпывает всего значения образования полярных тел. В настоящем эссе я надеюсь дополнить объяснение добавлением существенных элементов и надеюсь, что в то же время мне удастся пролить новый свет на загадочные проблемы полового размножения и партеногенеза.

Очевидно, что это эссе может содержать только попытку объяснения, гипотезу, а не решение, которое не поддается критике, подобно результатам математических расчетов. Но ни одна биологическая теория наших дней не может избежать подобной участи, поскольку математический ключ, открывающий дверь, ведущую к тайнам жизни, еще не найден, и до его открытия должен пройти значительный период времени. Но хотя я могу предложить только гипотезу, я надеюсь, что смогу показать, что она не была принята опрометчиво, а выросла естественным образом на надежном фундаменте установленных фактов.

Ничто так не накладывает отпечаток истинности на гипотезу, как тот факт, что в ее свете становятся понятными не только те факты, для объяснения которых она была сформулирована, но и другие, более отдаленно связанные группы явлений. Мне кажется, что так обстоит дело с моей гипотезой, поскольку интерпретация полярных тел и вытекающие из нее идеи объединяют факты размножения, наследственности и даже трансформации видов с очень разных точек зрения во всеобъемлющую систему, которая, хотя и ни в коем случае не является полной, тем не менее гармонична и, следовательно, удовлетворительна.

Будут кратко упомянуты только наиболее существенные элементы новых фактов, которые составляют основу взглядов, разработанных в этом эссе. Моя цель состоит в том, чтобы

показать все теоретические обоснования этих новых фактов, а не описывать их в технических деталях. Такое описание, сопровождаемое необходимыми цифрами, вскоре будет приведено в другом месте^[234].

А. В.

Фрейбург I. Br., 30 мая 1887 г..

ОТ ЧИСЛА ПОЛЯРНЫХ ТЕЛ И Т. Д.

Содержание.

	СТР
	АН
	ИЦ
	А
I. Партеногенетическая и половая яйцеклетка	339
Процесс образования полярных телец очень широко распространен	339
Значение полярных телец согласно Майноту, Бальфуру и ван Бенедену	340
Моя гипотеза об удалении гистогенетической части ядра	341
Подтверждается открытием полярных телец в партеногенетических яйцеклетках	345
Партеногенетические яйцеклетки образуют только одно полярное тельце, в то время как яйцеклетки, требующие оплодотворения, образуют два	346
Партеногенез зависит от того факта, что часть ядра, которая требует оплодотворения, образует только одно тельце. изгоняется из половых яйцеклеток во втором полярном теле, остается в яйцеклетке	348
История этого открытия	349
II. Значение второго полярного тела	352
Опровержение теории Майно	353
Второе деление ядерного веретена влечет за собой уменьшение количества предковой зародышевой плазмы	355
Теоретическая необходимость такого уменьшения	356
Филетическое происхождение зародышевой плазмы у существующих видов	357
Необходимое уменьшение происходит за счет особой формы ядерного деления	358
Разделение, вызывающее это редукция, вероятно, уже наблюдалась	360
Наблюдения Ван Бенедена и Карноя	360

	Два различных физиологических эффекта кариокинеза	364
	Значение прямого ядерного деления	365
	Аргументы в поддержку точки зрения, что деление ядра яйцеклетки, вызывающее редукцию, должно происходить в конце овогенетического развития	367
	Такое ядерное деление можно обнаружить при формировании второго полярного тела	368
	История возникновения этой точки зрения	368
III.	Приведенные выше соображения применимы к мужским зародышевым клеткам	370
	Мужские зародышевые клетки также нуждаются в делении, чтобы уменьшить количество наследственной зародышевой плазмы	370
	Зародышевая плазма родителей должна содержаться в зародышевой плазме потомства	370
	Преимущества, которые яйцеклетка получает за счет позднего наступления "редуцирующего деления"	371
	Причины неравномерного деления при формировании полярных телец	373
	Эти причины неприменимы к сперматозоиду	373
	Различные виды ядерного деления происходят в сперматозоидах. сперматогенез	375
	Некоторые из них могут быть интерпретированы как "редуцирующие деления"	375
	Парануклеус ("Небенкern") сперматогенеза, вероятно, содержит гистогенетическую нуклеоплазму	376
IV.	Приведенные выше соображения применимы к растениям	377
V.	Выводы относительно наследственности	378
	Зародышевая клетка индивидуума содержит неодинаковую комбинацию наследственных тенденций	378
	Различие между потомством от одних и тех же родителей	379
	Идентичность близнецов, произведенных из одной яйцеклетки	380
VI.	Резюме	383

VI.

О КОЛИЧЕСТВЕ ПОЛЯРНЫХ ТЕЛ И ИХ ЗНАЧЕНИИ В НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.

I. Партеногенетическая и половая яйцеклетка.

До сих пор не придавалось значения вопросу о том, образует ли яйцеклетка животного одно или два полярных тела. Несколько наблюдателей обнаружили два таких органа у самых разных групп животных, как высоких, так и низких по шкале организации. У некоторых видов наблюдался только один, у других - три, четыре или пять (например, Бишофф у кролика). Многие наблюдатели даже не фиксировали количество обнаруженных ими полярных тел, а просто говорили о 'полярных телах'. До тех пор, пока на их образование смотрели как на процесс, имеющий второстепенное физиологическое значение — как на "выделение", или "процесс очищения", или даже как на "выделение" (!) яйцеклетки, как на 'омоложение ядра', или просто представляющий исторический интерес как воспоминание о процессах предков, без какого-либо физиологического значения в настоящее время, - до тех пор не было необходимости придавать какое-либо значение количеству этих тел или уделять им особое внимание. Из всех вышеупомянутых точек зрения особенно хорошо обоснованной казалась та, которая объясняла полярные тела простым воспоминанием о наследственных процессах. Десять лет назад мы были далеки от того, чтобы доказать, что полярные тельца встречаются во всех яйцеклетках животных, и даже в 1880 году Бальфур сказал в своей превосходной "Сравнительной эмбриологии": "Очень возможно, если не сказать вероятно, что такие изменения [образование полярных тельцов] универсальны в животном царстве, но нынешнее состояние наших знаний не дает нам права утверждать это"^[235].

Даже в наши дни мы, строго говоря, не вправе делать это утверждение, поскольку еще не доказано, что полярные тела встречаются у определенных групп животных, таких как рептилии и птицы; но они были обнаружены в подавляющем большинстве крупных групп животного царства, и везде, где их искали с помощью наших современных высокоэффективных приборов, они были найдены^[236].

Более глубокое понимание процесса оплодотворения, прежде всего, привело к более тщательному изучению предшествующих явлений.

О. Хертвиг^[237] и следующая^[238] показали, что образование полярных телец было связано с делением ядерного вещества яйца. Хертвиг и Бютчли^[239] затем доказали, что тело, выделенное из яйцеклетки, обладает природой клетки, и таким образом проложили путь к мнению, что образование полярных телец является процессом клеточного деления, хотя и очень неравномерным. Даже тогда не было причин придавать какое-либо особое значение количеству этих тел; и у нас не должно было быть такой причины, если бы мы согласились с Майно^[240], ГИПЕРССЫЛКА Balfour, и ван Бенеден, придавая этому процессу высокое физиологическое значение, предположили, что изгнанное полярное тело является мужской частью ранее гермафродитной яйцеклетки. Мы не должны были знать, в какой пропорции присутствовали количества "мужской" и "женской" частей, и поэтому было бы невозможно *априори* решить, нужно ли было удалять "мужскую" часть из тела яйцеклетки одной, двумя или более порциями.

Даже после того, как точка зрения о том, что ядерное вещество является важным элементом при оплодотворении, получила распространение — точка зрения, главным образом, благодаря исследованиям Страсбургера о процессе оплодотворения у фанерогам, — и после подтверждения мнения Хертвиг о том, что процесс оплодотворения по существу представляет собой конъюгацию ядер, даже тогда, по-видимому, не было причин, по которым количество делений, которым подвергается ядро зрелой яйцеклетки, следует рассматривать как существенный признак.

Таково было состояние предмета в то время, когда я впервые предпринял попытку выяснить значение образования полярных тел. Я основывал свои взгляды на идее, которая как раз тогда получила распространение, что идиоплазму Негели следует искать в ядре и что нуклеоплазма, следовательно, должна содержать вещество, которое определяет форму и функции клетки. Отсюда следовало, что зародышевая плазма - вещество, определяющее ход эмбрионального развития, — должна быть отождествлена с нуклеоплазмой яйцеклетки. Концепция зародышевой плазмы была выдвинута мной до появления работы Нагели^[242], которая так богата плодотворными идеями; и зародышевая плазма не совсем совпадает с идиоплазмой Нагели^[243]. Зародышевая плазма — это всего лишь определенный вид идиоплазмы, а именно. который содержится в зародышевой клетке - и это самая важная из всех идиоплазм, потому что все остальные виды являются всего лишь результатами различных онтогенетических стадий, на которые она развивается. Я попытался показать, что молекулярная структура на этих онтогенетических стадиях, на которых развивается зародышевая плазма, будет становиться все более и более непохожей на исходную структуру этого вещества, пока, наконец, в конце эмбрионального развития она не приобретет высокоспециализированный характер, соответствующий образованию специализированных гистологических элементов. Мне казалось невозможным, чтобы специализированная идиоплазма, содержащаяся в ядрах тканевых клеток, могла повторно трансформироваться в начальную стадию всего цикла развития — чтобы она могла отказаться от своего специализированного характера и вновь принять обобщенный характер зародышевой субстанции. Я не буду повторять причины, побудившие меня принять это мнение; они по-прежнему кажутся мне убедительными. Но если однажды принять вышеупомянутую теорию, то из нее следует еще один интересный вывод, касающийся зародышевой клетки или, по крайней мере, тех зародышевых клеток, которые, подобно яйцеклеткам большинства животных, обладают специфическим гистологическим характером. Очевидно, что такой признак предполагает существование идиоплазмы со значительной степенью гистологической специализации, которая должна содержаться в ядре яйцеклетки. С другой стороны, мы знаем, что по завершении роста, после образования желтка и оболочек, яйцеклетка содержит зародышевую плазму, поскольку она способна развиваться в эмбрион. Таким образом, мы имеем как бы две природы в одной клетке, которые проявляются одна за другой и которые, согласно нашей фундаментальной концепции, могут быть объяснены только присутствием двух различных идиоплазм, которые одна за другой контролируют яйцеклетку и определяют процессы ее развития. Сначала нуклеоплазма, ведущая к гистологической специализации, направляет развитие яйцеклетки и придает ей специфический гистологический характер; а затем ее место занимает зародышевая плазма, которая заставляет яйцеклетку развиваться в эмбрион. Если, таким образом, гистогенетическая или овогенетическая нуклеоплазма яйцеклетки может быть получена из зародышевой плазмы, но не может быть повторно преобразована в нее (поскольку специализированное может быть получено из обобщенного, но не обобщенное из специализированного), мы приходим к выводу,

что зародышевая плазма, которая уже присутствует в самой молодой яйцеклетке, в первую очередь производит специфическую гистогенетическую или овогенетическую нуклеоплазму, которая контролирует яйцеклетку до момента, когда она становится зрелой; что ее место затем занимает остальная часть яйцеклетки. неизменная нуклеоплазма (зародышевая плазма), которая за это время увеличилась в результате роста; и что первая удаляется из яйцеклетки в виде полярных телец - удаление, которое стало возможным благодаря происходящему ядерному делению. Следовательно, образование полярных телец означало, на мой взгляд, удаление овогенетической части ядра из зрелой яйцеклетки. Такое удаление было абсолютно необходимо, если невозможно, чтобы овогенетическая нуклеоплазма могла быть повторно преобразована в зародышевую плазму. Следовательно, первое вещество не может быть использовано после созревания яйцеклетки, и ему даже следует противодействовать до начала эмбрионального развития, поскольку невозможно, чтобы яйцеклеткой могли управлять две силы разного рода таким же образом, как это было бы только с помощью одной из них. Поэтому я пришел к выводу, что влияние овогенетической идиоплазмы должно быть устранено до того, как произойдет эмбриональное развитие. Таким образом, мне показалось, что не только обычные случаи овогенетического и эмбрионального развития стали более понятными, но и более редкие случаи, когда один и тот же вид производит два вида яиц — 'летние и зимние'. Такие яйца различаются не только по размеру, но и по структуре желтка и оболочек, хотя из каждого из них развиваются идентичные животные. Этот результат предполагает, что ядро в обеих яйцеклетках содержит идентичную зародышевую плазму, в то время как образование разных желтков и мембран требует предположения, что их нуклеоплазма различна, поскольку две яйцеклетки сильно различаются по гистологическому характеру.

Тот факт, что во время деления ядра выделяются равные количества, привел меня к дальнейшему выводу, что изгнание овогенетической нуклеоплазмы может иметь место только тогда, когда зародышевая плазма в ядре яйцеклетки увеличилась в процессе роста до точки, на которой она может успешно противостоять овогенетическому ядерному веществу. Но мы не знаем пропорции, которая должна быть достигнута между относительными количествами двух различных ядерных веществ, чтобы могло быть вызвано ядерное деление; и таким образом, по крайней мере, исходя из этой гипотезы, мы не могли с уверенностью заключить о необходимости одинарного или двойного деления яйца. Не казалось совершенно невероятным, что овогенетическая нуклеоплазма может быть больше по количеству, чем зародышевая плазма, и что она может быть полностью удалена только посредством двух последовательных ядерных делений. Я признаю, что это предположение вызвало у меня некоторое беспокойство; но поскольку не было известно ничего, что могло бы позволить нам глубже проникнуть в проблему, я был удовлетворен на данный момент тем, что нашел какое-либо объяснение физиологической ценности полярных тел; предоставляя будущему решить не только, было ли такое объяснение обоснованным, но и было ли оно исчерпывающим. Это объяснение, по-видимому, не нашло одобрения у некоторых наших высших властей. Хенсен^[244] не считает, что мои доводы в пользу различия между зародышевой плазмой и гистогенетической нуклеоплазмой являются убедительными, и можно признать, что это возражение, возможно, в то время было вполне обоснованным. О. Хертвиг вообще не упоминает мою гипотезу в своей работе по эмбриологии^[245], хотя в предисловии он заявляет: "Среди текущих проблем я в основном принял во внимание точки зрения, которые кажутся мне наиболее обоснованными, но я не оставил без внимания точки зрения, с которыми я не могу согласиться". Гипотеза Майно обсуждается Хертвигом, но Бютчли^[246] он предпочитает, хотя эти две гипотезы не являются

строго противоположными друг другу; ибо первая является чисто физиологическим, а вторая - чисто морфологическим объяснением. Я хочу особо подчеркнуть тот факт, что моя гипотеза является просто логическим следствием вывода о том, что ядерное вещество определяет природу клетки. Как это происходит - совсем другой вопрос, который здесь нет необходимости обсуждать. Если достоверно только то, что таким образом определяется природа клетки, то из этого следует, что клетка с определенной степенью гистологической специализации должна содержать нуклеоплазму, соответствующую этой специализации. Но зрелая яйцеклетка также содержит зародышевую плазму, и есть только две возможности, с помощью которых можно объяснить эти факты: либо овогенетическая нуклеоплазма способна к повторной трансформации в зародышевую плазму, либо она неспособна к такой повторной трансформации. Теперь, совершенно независимо от аргументов, которые могли бы быть выдвинуты в пользу одной из этих двух возможностей, тот факт, что тело, несомненно, выделяется из зрелой яйцеклетки, кажется мне важным, в то время как еще более важным является то, что это тело содержит нуклеоплазму зародышевой клетки.

Можно подумать, что процесс, как я предполагаю, не имеет аналогии, но такой вывод неверен, поскольку во время каждого эмбрионального развития происходят многочисленные клеточные деления, при которых неодинаковые нуклеоплазмы отделяются друг от друга, и во всех этих случаях мы не можем представить себе никакого способа, которым может происходить этот процесс, за исключением предположения, что два вида нуклеоплазмы ранее были объединены в материнской клетке, хотя их дифференцировка, вероятно, имела место незадолго до клеточного деления. Возможно, новые факты, которые будут упомянуты ниже, и взгляды, вытекающие из них, представят мою гипотезу о гистогенетической нуклеоплазме зародышевых клеток в более благоприятном свете для вышеназванных авторитетов.

Во всяком случае, у моей гипотезы есть то единственное достоинство, что она привела меня к плодотворным исследованиям.

Если образование полярных телец действительно означает удаление овогенетической нуклеоплазмы из зрелой яйцеклетки, они также должны быть обнаружены в партеногенетических яйцеклетках; поскольку последние обладают специфической гистологической структурой, равной той, которая обнаруживается в яйцеклетках, требующих оплодотворения. Следовательно, если бы было возможно наблюдать образование полярных телец в яйцеклетках, которые развиваются партеногенетически, такое наблюдение не служило бы доказательством правильности моей интерпретации; но это был бы факт, который согласовывался бы с ней и опровергал предположение, которое, в случае подтверждения, было бы фатальным для гипотезы. Майно, Бальфур и ван Бенеден, с точки зрения своих теорий, были вынуждены предположить, что в партеногенетических яйцеклетках отсутствуют полярные тела; и факты, которые были известны в то время, подтверждали такое мнение, поскольку, несмотря на многочисленные попытки, никому так и не удалось доказать образование этих тел партеногенетическими яйцеклетками.

Летом 1885 г. мне впервые удалось установить, что единственное полярное тело выделяется из партеногенетического летнего яйца одной издафний, *-Polyphemus oculus*^[247]. Таким образом, моя интерпретация рассматриваемого процесса получила поддержку, в то время как мне казалось, что интерпретация полярных тел Майно была опровергнута; ибо, если эти тела образуются в партеногенетических яйцеклетках одного вида, точно так же, как в яйцеклетках,

требующих оплодотворения, из этого следует, что удаление полярных телец не может означать удаление мужского элемента из яйцеклетки.

Желание пролить свет на значение полярных тел было единственной причиной моего исследования. В то же время я надеялся таким образом получить дополнительные знания о природе партеногенеза.

В третьей части эссе "Непрерывность зародышевой плазмы" (см. стр. [225](#)) я попытался прояснить природу партеногенеза и пришел к выводу, что разница между яйцеклеткой, способной развиваться без оплодотворения, и другой, требующей оплодотворения, должна заключаться в количестве присутствующей в яйцеклетке нуклеоплазмы. Я предположил, что ядро зрелой партеногенетической яйцеклетки содержит почти вдвое больше зародышевой плазмы, чем та, что содержится в половой яйцеклетке непосредственно перед наступлением оплодотворения; или, более правильно, я полагал, что количество нуклеоплазмы, которое остается в яйцеклетке после изгнания полярных телец, одинаково в обеих яйцеклетках, но что партеногенетическая яйцеклетка обладает способностью удваивать это количество при росте и, таким образом, производит изнутри себя такое же количество зародышевой плазмы, какое содержится в половой яйцеклетке после добавления ядра сперматозоида в половую яйцеклетку. оплодотворение.

Это была всего лишь гипотеза, и соображения, которые привели к ней, зависели, насколько они касались деталей, от предположений; но фундаментальная точка зрения о том, что *количество* ядра определяет, происходит ли эмбриональное развитие с оплодотворением или без него, казалась мне даже в то время правильной и являлась выводом, которого требовали факты данного случая. Действительно, я считал вполне вероятным, что его обоснованность может быть доказана прямыми средствами: я указал, что сравнение количества ядер в партеногенетических и половых яйцеклетках, если это возможно у одного и того же вида, позволило бы нам решить этот вопрос (л. с., стр. 234).

Таким образом, я поставил перед собой задачу провести это сравнение. Результатом этого исследования было показать, что, как уже упоминалось, полярные тельца образуются в партеногенетических яйцеклетках. Но даже первые успешно исследованные виды выявили еще один факт, который, если будет доказано, что он широко распространен и характерен для всех партеногенетических яиц, несомненно, будет иметь чрезвычайное значение: созревание партеногенетической яйцеклетки сопровождается удалением *одного* полярного тела, или, как мы могли бы выразить это по-другому, вещество женского пронуклеуса делится только *один раз*, а не *дважды*, как в половых яйцах стольких других животных. Если бы было показано, что это различие между партеногенетическими и половыми яйцеклетками является общим, тогда основы моей гипотезы действительно были бы доказаны как надежные. Количество ядерного вещества определяет, способна ли яйцеклетка к эмбриональному развитию. У партеногенетической яйцеклетки это количество в два раза больше, чем у половой. Я, однако, ошибся в деталях; ибо разница в количествах ядерного вещества возникает не в результате вытеснения двух полярных тел и уменьшения ядерного вещества до четверти его первоначального количества в обоих яйцах, в то время как партеногенетическая яйцеклетка затем удваивает свое ядерное вещество за счет роста; но разница возникает потому, что уменьшение первоначально присутствующего ядерного вещества в одном случае меньше, чем в другом. В партеногенетической яйцеклетке ядерное вещество сокращается всего до

половины за одно деление; в половой яйцеклетке оно сокращается до четверти за два последовательных деления. Из этого факта, если он окажется широко распространенным, следует очевидный вывод, что значение первого полярного тела должно отличаться от значения второго. Только одно полярное тело может означать удаление овогенетической нуклеоплазмы из зрелой яйцеклетки, а второе, очевидно, является уменьшением самой зародышевой плазмы до половины ее первоначального количества. Сам этот момент казался мне чрезвычайно важным, потому что, как я давно предвидел и как будет показано ниже, теория наследственности заставляет нас предполагать, что каждому оплодотворению должно предшествовать уменьшение количества наследственных идиоплазм, присутствующих в ядре родительской зародышевой клетки, до половины их прежнего количества.

Но прежде чем можно было бы рассмотреть всю подоплеку этих явлений, необходимо было установить, насколько широко они распространены. Существовало два способа, которыми это могло быть достигнуто и с помощью которых можно было доказать, что партеногенетические яйцеклетки изгоняют только одно полярное тело, в то время как половые яйцеклетки изгоняют два. Мы могли бы попытаться наблюдать явления созревания яйцеклеток обоих видов у вида, который воспроизводит себя партеногенетическим, а также половым способом. Это был бы самый простой способ, которым можно было бы решить этот вопрос, если бы было возможно провести такие наблюдения над достаточным числом видов. Но был открыт и другой метод, метод, который был бы единственным, если бы мы не знали ни о каких животных с двумя видами размножения. Мы могли бы попытаться исследовать феномен созревания у большого числа партеногенетических яиц, если возможно, у разных групп животных, и мы могли бы сравнить результаты с уже известными фактами, касающимися удаления полярных телец из половых яиц стольких видов.

Я следовал обоим методам, и с помощью второго я уже пришел, действительно некоторое время назад, к определенному выводу, что вышеупомянутое различие действительно общее и не имеет исключений. Только первое полярное тело формируется во всех партеногенетических яйцеклетках, которые я исследовал при ценной помощи моего ученика, мистера Ишикавы из Токио. С другой стороны, обширное изучение литературы по данному вопросу убедило меня, что нет ни одного несомненного случая удаления только одного полярного тела из яиц, которые требуют оплодотворения, и что известно очень много случаев почти из всех групп животного царства, в которых совершенно точно образуются два полярных тела одно за другим. На ряд более ранних наблюдений нельзя полагаться, поскольку упоминается наличие двух полярных телец без какого-либо объяснения того, выбрасываются ли они из яйца одно за другим, или же они просто возникли в результате деления одного тела после его выбрасывания. В партеногенетических яйцеклетках в большинстве случаев также образуются два полярных тела, но они возникают в результате последующего деления единого тела, которое отделяется от яйцеклетки. Но такое последующее деление имеет лишь второстепенное значение для самого яйца, а также не имеет значения для интерпретации процесса. Сущность процесса заключается в том факте, что ядро яйцеклетки делится только один раз, когда происходит партеногенез, но дважды, когда необходимо оплодотворение, и не имеет значения, атрофируется ли удаленная часть ядра тела клетки сразу или после того, как она подверглась делению. Следовательно, мы должны различать первичные и вторичные полярные тела. Если это различие будет признано, и если мы оставим в стороне все сомнительные случаи, упомянутые в литературе, останется такое большое количество хорошо установленных наблюдений, что существование двух первичных

полярных телец в половых яйцеклетках, и ни меньшего, ни большего их числа, можно считать доказанным.

Отсюда следует вывод, который я считаю очень важным, — разница между партеногенетическими и половыми яйцеклетками заключается в том факте, что в первых изгоняется только одно первичное полярное тело, в то время как во вторых — два. Когда в июле 1886 г. я опубликовал короткую заметку^[248] о части наблюдений, сделанных над партеногенетическими яйцами, я ограничился фактами и не упомянул об этом заключении. Я выбрал этот курс просто потому, что не хотел продвигать его до тех пор, пока не сделаю достаточных наблюдений первым из двух способов, описанных выше. Я надеялся, что смогу представить все доказательства, которые можно будет получить, прежде чем приступить к публикации далеко идущих последствий, которые вытекут из вышеупомянутого заключения. К сожалению, материал, с помощью которого я надеялся быстро уладить этот вопрос, оказался менее благоприятным, чем я ожидал. Многие сотни срезов свеженаложенных зимних яиц *Byth-Thotrephes longimanus* были сделаны напрасно; они не дали желаемых доказательств, и хотя дальнейшее изучение других материалов привело к лучшим результатам, доказательства еще не совсем полны.

Поэтому я бы даже сейчас не выдвинул вышеупомянутого вывода, если бы другой наблюдатель не упомянул об этой идее, ссылаясь на мои наблюдения, а также на свое новое открытие. В недавнем номере "Biologische Centralblatt" Блохманн^[249] дает отчет о своих продолжающихся наблюдениях за образованием полярных тел. Хорошо известно, что этот внимательный наблюдатель ранее показал, что полярные тела действительно встречаются в яйцах насекомых, хотя раньше они не были обнаружены. Блох-Манн доказал, что они обнаружены у представителей трех различных отрядов, так что мы действительно можем 'с уверенностью надеяться обнаружить соответствующие явления у других насекомых'. Это открытие чрезвычайно важно, и я, естественно, был очень рад ему, поскольку я долгое время придавал большое физиологическое значение процессу образования полярных тел, и это не соответствовало бы такой точке зрения, если бы этот процесс полностью отсутствовал у целых классов животных. Чтобы восполнить этот пробел в наших знаниях и оказать необходимую поддержку моим теоретическим взглядам, я предложил одному из моих учеников, доктору Штульманну^[250], чтобы он изучил созревание яиц насекомых; и любопытно, что ему, как и многим другим наблюдателям, не удалось наблюдать ожидаемое выброс полярных тел, несмотря на то, что он наблюдал за ними. Он взял на себя большие хлопоты. Возможно, виды, выбранные для исследования, были неблагоприятными: во всяком случае, теперь мы не можем сомневаться в том, что деление яйцеклеточного ядра вполне универсально среди насекомых, поскольку Блох-Манн в своем последнем исследовании доказывает, что *утлей* также образуют полярные тела. Он исследовал зимние яйца *Aphis aceris* и установил, что они образуют два полярных тела, одно за другим. Даже у живородящих *тлей* тонкие срезы выявили наличие полярного тела, хотя Блох-Манн не смог проследить все стадии его развития. По-видимому, полярное тело сохраняется здесь в течение исключительного периода, и его присутствие все еще может быть доказано, когда сформировалась бластодерма, а иногда и когда развитие продвинулось еще дальше. Опытные наблюдатели последнего времени, такие как Уилл и Витлчил, не смогли обнаружить полярное тело в партеногенетических яйцах *Aphidae*, и доказательство Блох-Манна о его существовании кажется мне особенно ценным, потому что яйца *Aphidae* во многих отношениях необычно редуцированы; например, отсутствует первичный желток и полностью отсутствует яйцевидная оболочка, так что мы могли бы ожидать,

что если полярные тела когда—либо отсутствовали, то их не хватало у этих животных - то есть , если бы они не имели никакого значения или, во всяком случае, имели лишь второстепенное значение.

Следовательно, наличие полярных телец у *тлей* является новым подтверждением их огромной физиологической важности. В связи с основным вопросом, рассматриваемым в этом эссе, наблюдения Блох-Манна представляют особый интерес, поскольку в партеногенетических яйцах *тли* было обнаружено только одно полярное тело, в то время как половые яйца обычно дают два. Автор справедливо заявляет, что этот результат поразительно согласуется с моими результатами, полученными при исследовании летних яиц различных *дафний*, и добавляет замечание: "Было бы очень интересно узнать, обусловлены ли эти факты действием какого-то общего закона". На это замечание я теперь могу ответить, что такой закон действительно существует: не только в партеногенетических яйцах *дафний*, но также, как я впоследствии обнаружил, в яйцах остракод и коловраток^[251], формируется только одно первичное полярное тело, в то время как два образуются во всех яйцеклетках, предназначенных для оплодотворения.

Прежде чем перейти к выводам, вытекающим из этого факта, я сразу устраню трудность, которая, по-видимому, связана с яйцеклетками, которые могут развиваться с оплодотворением или без него. Я имею в виду хорошо известный случай с яйцами пчел. Могут возразить против моей теории, что одна и та же яйцеклетка не может быть подготовлена к развитию более чем одним из двух возможных способов; могут возразить, что яйцеклетка либо обладает способностью вступать в два последовательных ядерных деления во время созревания, и в этом случае требуется оплодотворение; или яйцеклетка может быть такой природы, что она может вступать только в одно такое деление и, следовательно, может образовывать только одно полярное тело, и в этом случае она способна к партеногенетическому развитию. Теперь нет сомнений, как я указывал в своей статье о природе партеногенеза^[252], что у пчелы партеногенетически может развиваться та же самая яйцеклетка, которая при других обстоятельствах была бы оплодотворена.^[253] эксперименты, в которых молодые королевы были лишены способности летать и, таким образом, были лишены возможности оплодотворения, показали, что все яйца, отложенные такими самками, развиваются в трутней (самцов), которые, как хорошо известно, являются результатом партеногенетического развития. С другой стороны, пчеловодам давно известно, что молодые матки, оплодотворенные обычным способом, долгое время продолжают откладывать яйца, которые развиваются в самок, то есть были оплодотворены. Следовательно, те же самые яйцеклетки, а именно. те, которые находятся ниже всего в яйцеводах и поэтому откладываются первыми, развиваются партеногенетически у искалеченной самки, но оплодотворяются у нормальной самки. Следовательно, возникает вопрос о том, каким образом яйцеклетки становятся способными к адаптации к вытеснению двух полярных тел, когда они должны быть оплодотворены, и только одного, когда оплодотворения не происходит.

Но, возможно, решение этой проблемы не так сложно, как кажется. Если мы можем предположить, что в яйцеклетках, способных к двум видам развития, второе полярное тело не изгоняется до тех пор, пока не произойдет проникновение сперматозоида, то объяснение возможности партеногенетического развития, когда оплодотворения не происходит, было бы напрашивающимся. Теперь мы знаем из исследований О. Hertwig и Fol, что в яйцах *Echinus* два полярных тела образуются даже в яичнике и, следовательно, совершенно независимы от

оплодотворения, но в этом и других подобных случаях партеногенетического развития яйцеклетки никогда не происходит. Существуют, однако, наблюдения над другими животными, которые указывают на тот факт, что до проникновения сперматозоида в яйцеклетку может образоваться только первое, а не второе полярное тело. Можно легко понять, почему отсутствуют полностью убедительные наблюдения, поскольку до сих пор не было причин для какого-либо точного различия между первым и вторым полярными телами. Но во многих яйцеклетках, по-видимому, второе полярное тело не изгоняется до тех пор, пока сперматозоид не проникнет внутрь. О. Шульце, последний наблюдатель яйцеклетки лягушки, действительно видел, как из неоплодотворенной яйцеклетки вытянулось только первое полярное тело: действительно, сформировалось второе ядерное веретено, но второе полярное тело было вытеснено только после того, как произошло оплодотворение. Таким образом, напрашивается очень очевидная теория: —что, хотя образование второго полярного тела является чисто феноменом созревания яйцеклеток большинства животных и не зависит от оплодотворения, - с другой стороны, в яйцеклетках ряда других животных, и особенно среди членистоногих, образование второго ядерного веретена является результатом стимула, обусловленного входом сперматозоида. Если это предположение подтвердится, мы сможем понять, почему партеногенез происходит у определенных классов животных везде, где внешние условия жизни благоприятствуют его появлению, и, кроме того, почему у стольких видов насекомых наблюдается спорадический партеногенез, а именно. партеногенетическое развитие одиночных яиц (чешуекрылые). Небольшие индивидуальные различия в том, с какой легкостью формируется второе ядерное веретено независимо от оплодотворения, в таких случаях могли бы решить, способна ли яйцеклетка к партеногенетическому развитию или нет. Однако, как только формируется второе ядерное веретено, партеногенез становится невозможным. Ядерное веретено, которое дает начало второму полярному телу, и то, которое инициирует сегментацию, - это две совершенно разные вещи, и хотя они содержат одинаковое количество и один и тот же вид зародышевой плазмы, превращение одного в другое едва ли возможно. Этот вывод будет продемонстрирован в следующей части эссе.

II. Значение Второго полярного тела.

Я уже обсуждал физиологическую важность первого полярного тела, или, скорее, первого деления, которому подвергается ядро яйцеклетки, и объяснил это как удаление овогенетического ядерного вещества, которое стало излишним и даже вредным после созревания яйцеклетки. Я действительно не знаю никакого другого значения, которое можно было бы приписать этому процессу, теперь, когда мы знаем о возникновении первого деления ядра как в партеногенетических, так и в половых яйцеклетках. Таким образом, из обоих видов яйцеклеток должна быть удалена часть ядра, часть, которая была необходима для завершения их роста, а затем стала излишней и в то же время вредной. В этом отношении наблюдения Блох-Манна^[254] над яйцами *Musca vomitoria* кажутся мне очень интересными. Здесь происходит два последовательных деления ядерного веретена, возникающих из ядра яйцеклетки, но истинно полярные тела не вытесняются, и два соответствующих им ядра (одно из которых делится еще раз) располагаются на поверхности яйца, окруженные участком, свободным от гранул желтка; и они распадаются в более поздний период. Очевидно, что существенным моментом является устранение из яйцеклетки влияния нуклеоплазмы, которая была отделена от ядра яйцеклетки как первого полярного тела; и это условие выполняется независимо от того, вызвано ли устранение процессом истинного клеточного деления, как это обычно бывает в яйцах

большинства животных, или путем деления и удаления только части ядра яйцеклетки. Применение последнего метода элиминации, безусловно, представляет собой еще одно доказательство физиологической важности процесса, и это, взятое вместе с универсальным наличием полярных телец во всех яйцеклетках — партеногенетических и половых — заставляет нас заключить, что процесс должен обладать определенным значением. Ни одна из различных попыток, которые были предприняты для общего объяснения значения полярных тел, не применима к первому полярному телу, за исключением той, которую предпринял я.

Но дело обстоит иначе со значением *второго* ядерного деления или *второго* полярного тела. Здесь, возможно, было бы возможно вернуться к точке зрения, выдвинутой Майно, Бальфуром и ван Бенеденом, и рассматривать удаление этой части ядра как изгнание мужской части ранее гермафродитной яйцеклетки. Второе полярное тело удаляется только тогда, когда яйцеклетка должна быть оплодотворена, и на первый взгляд кажется совершенно очевидным, что такая подготовка яйцеклетки к оплодотворению должна зависеть от приведения ее в женское состояние. Однако я считаю, что это не так, и придерживаюсь мнения, что этот процесс имеет совершенно иной и гораздо более глубокий смысл.

Как мы можем получить какое-либо представление об этом предполагаемом гермафродитизме яйцеклетки и последующем достижении ею женского состояния? Каковы основные характеристики мужского и женского состояний? Мы знаем о женских и мужских особях как среди животных, так и среди растений: их различия заключаются в основном в том факте, что они производят разные виды репродуктивных клеток; частично они имеют вторичную природу, являясь приспособлениями организма к функциям размножения; они предназначены для привлечения другого пола, или для обеспечения встречи двух видов репродуктивных клеток, или для обеспечения развития оплодотворенной яйцеклетки, а иногда и для руководства развитием потомства, пока оно не достигнет определенного периода роста. Но все эти различия, какими бы значительными они иногда ни были, не меняют сущностной природы организма. Кровяные тельца мужчины и женщины одинаковы, так же как клетки их нервов и мышц; и даже половые клетки, столь разные по размеру, внешнему виду и, в целом, также по подвижности, должны содержать одно и то же основное вещество, одну и ту же идиоплазму. В противном случае женская зародышевая клетка не могла бы передавать мужские признаки предков женщины так же легко, как женские признаки, и мужская зародышевая клетка не могла бы передавать женские признаки так же легко, как мужские признаки предков мужчины. Следовательно, ясно, что само ядерное вещество не дифференцируется половым путем.

Я уже указывал ранее, что вышеупомянутые факты наследственности опровергают теорию Майно, поскольку яйцеклетка передает как мужские, так и женские признаки. Страсбургер^[255] также выдвинул аналогичное возражение. Я считаю это возражение вполне убедительным, поскольку, по-видимому, сторонники этой теории не могут каким-либо образом преодолеть эту трудность. Трудность действительно можно было обойти, пока мы не узнали, что существенной частью полярного тела является ядерное вещество, и что последнее следует рассматривать как идиоплазму - как вещество, являющееся носителем наследственности. Можно было бы утверждать, что мужская часть, удаленная из яйца, находится только в состоянии, возможно, сравнимом с положительным или отрицательным электричеством; и что это состояние присутствует в веществе полярного тела, так что удаление последнего означало бы просто устранение неизвестного состояния. Я не имею в виду, что у кого-либо из тех, кто принял теорию Майно, были какие-либо такие смутные представления относительно этого процесса, но даже

если бы кто-то был готов принять ее, он не смог бы как-либо использовать эту идею. Он не смог бы поддержать теорию таким образом, поскольку теперь мы знаем, что ядерное вещество удаляется вместе с полярным телом, и этот факт требует объяснения, которого теория предоставить не может, если мы правы, полагая, что удаленное ядерное вещество является не просто безразличным носителем неизвестного принципа мужского состояния, но наследственной субстанцией. Поэтому я полагаю, что гипотеза Майнота, Бальфура и ван Бенедена, хотя и является остроумной попыткой, которая была вполне оправдана в то время, когда она возникла, должна быть окончательно оставлена.

Мое мнение о значении второго полярного тела вкратце таково: уменьшение зародышевой плазмы вызывается ее образованием, уменьшение не только количества, но прежде всего сложности ее строения. Посредством второго ядерного деления предотвращается чрезмерное накопление различных видов наследственных тенденций, или зародышевой плазмы, которая без этого обязательно образовалась бы при оплодотворении. С ядром второго полярного тела из яйцеклетки удаляется столько различных видов идиоплазмы, сколько впоследствии будет внесено ядром сперматозоида; таким образом, второе деление ядра яйцеклетки служит для поддержания постоянным количества различных видов идиоплазмы, из которых состоит зародышевая плазма в течение поколений.

Чтобы сделать это понятным, необходимо краткое объяснение.

Из великолепной серии исследований процесса оплодотворения, начатой Ауэрбахом и Бютчли и продолженной Хертвигом, Фолем, Страсбургером, ван Бенеденом и многими другими, а также из теоретических соображений, выдвинутых Пфлюгером, Негели и мной, следует по крайней мере один определенный результат, а именно: что существует наследственная субстанция, материальный носитель наследственных тенденций, и что эта субстанция содержится в ядре зародышевой клетки и в той ее части, которая образует ядерную нить, которая в определенные периоды проявляется в виде петель или стержней. Мы можем далее утверждать, что оплодотворение заключается в том факте, что равное количество петель от любого родителя располагаются бок о бок, и что ядро сегментации составлено таким образом. Что касается этого вопроса, то не имеет значения, сольются ли петли двух родителей рано или поздно, или они останутся отдельными. Единственный существенный вывод, которого требует наша гипотеза, состоит в том, что должно быть полное или приблизительное равенство количеств наследственного вещества, полученного от обоих родителей. Если тогда зародышевые клетки потомства содержат объединенную зародышевую плазму обоих родителей, то из этого следует, что такие клетки могут содержать только половину того количества отцовской зародышевой плазмы, которое содержалось в зародышевых клетках отца, и половину того количества материнской зародышевой плазмы, которое содержалось в зародышевых клетках матери. Этот принцип подтверждается хорошо известными расчетами, сделанными заводчиками животных, которые отличаются от нас только использованием термина 'кровь' вместо термина "зародышевая плазма". Заводчики говорят, что половина 'крови' потомства была получена от отца, а другая половина - от матери. Внук точно так же получает четверть своей 'крови' от каждого из четырех бабушек и дедушек, и так далее.

Давайте представим, ради аргументации, что половое размножение не было введено в царство животных и что до сих пор существовало только бесполое размножение. В таком случае зародышевая плазма первого поколения вида, вступающего в половое размножение, все еще

должна быть полностью однородной; наследственная субстанция у каждой особи должна состоять из множества мельчайших единиц, каждая из которых в точности похожа на другую и каждая из которых содержит в себе тенденцию передавать при определенных обстоятельствах все признаки родителя новому организму — потомству. В каждом потомстве такого первого поколения зародышевая плазма двух родителей будет объединена, и каждая зародышевая клетка, содержащаяся в особях этого второго поколения, получаемых половым путем, теперь будет содержать два вида зародышевой плазмы — один вид от отца, а другой от матери. Но если общее количество зародышевой плазмы, присутствующей в каждой клетке, должно поддерживаться в заранее определенных пределах, каждая из двух предковых зародышевых плазм, как я могу их теперь назвать, должна быть представлена лишь половиной того количества единиц, которое содержалось в родительских зародышевых клетках.

В третьем поколении, полученном половым путем, две новые наследственные зародышевые плазмы будут добавлены путем оплодотворения к двум уже имеющимся, и зародышевые клетки этого поколения, следовательно, будут содержать четыре разные наследственные зародышевые плазмы, каждая из которых будет составлять четверть от общего количества. В каждом последующем поколении количество наследственной зародышевой плазмы удваивается, в то время как их количество уменьшается наполовину. Таким образом, в пятом поколении, произведенном половым путем, каждая из шестнадцати наследственных зародышевых плазм будет составлять только $1/16$ от общего количества; в шестом, каждая из тридцати двух наследственных зародышевых плазм, только $1/32$, и так далее. Зародышевая плазма десятого поколения будет состоять из 1024 различных зародышевых плазм предков, а зародышевая плазма $n^{\text{-го}}$ из 2^n . К десятому поколению каждая отдельная наследственная зародышевая плазма будет составлять лишь $1/1024$ от общего количества зародышевой плазмы, содержащейся в одной зародышевой клетке. Мы ничего не знаем о том, как долго мог продолжаться этот процесс деления зародышевой плазмы предков, но даже если бы он продолжался до максимально возможного предела - фактически до тех пор, пока каждая зародышевая плазма предков была представлена только одной единицей, — в конце концов наступило бы время, когда любое дальнейшее деление на половины перестало бы быть возможным; ибо само понятие единицы подразумевает, что ее нельзя разделить без потери ее сущностной природы, которая в данном случае представляет ее как наследственную субстанцию.

На схеме, представленной на рис. I. Я попытался сделать эти выводы понятными. В поколении I. каждая отцовская и материнская зародышевые плазмы все еще полностью однородны и не содержат никакой комбинации различных наследственных качеств, но зародышевая плазма потомства состоит из равных частей двух видов зародышевой плазмы. Во втором поколении эта последняя зародышевая плазма соединяется с другой, полученной от других родителей, которая аналогичным образом состоит из двух наследственных зародышевых плазм, и получающееся третье поколение теперь содержит в своих зародышевых клетках четыре различные наследственные зародышевые плазмы, и так далее. Диаграмма указывает только на слияние наследственных зародышевых плазм вплоть до потомства четвертого поколения, зародышевые клетки которого содержат шестнадцать различных наследственных зародышевых плазм. Если мы представим, что единицы зародышевой плазмы настолько велики, что в ядерной нити остается место только для шестнадцати из них, пределы деления будут достигнуты в пятом поколении, и любое дальнейшее деление на половины наследственной зародышевой плазмы будет невозможно.

Теперь, какими бы крошечными ни были единицы, нет ни малейшего сомнения в том, что пределы возможного деления давным-давно достигнуты всеми существующими видами, поскольку мы можем с уверенностью предположить, что ни один из них не приобрел полового метода размножения в течение небольшого числа последних поколений. Следовательно, все существующие виды должны теперь содержать столько различных видов наследственной зародышевой плазмы, сколько они способны содержать; и возникает вопрос: как теперь может происходить половое размножение без удвоения количества зародышевой плазмы в каждой зародышевой клетке с каждым новым поколением?

На такой вопрос возможен только один ответ: половое размножение может происходить путем уменьшения *количества* наследственной зародышевой плазмы, причем это уменьшение повторяется в каждом поколении.

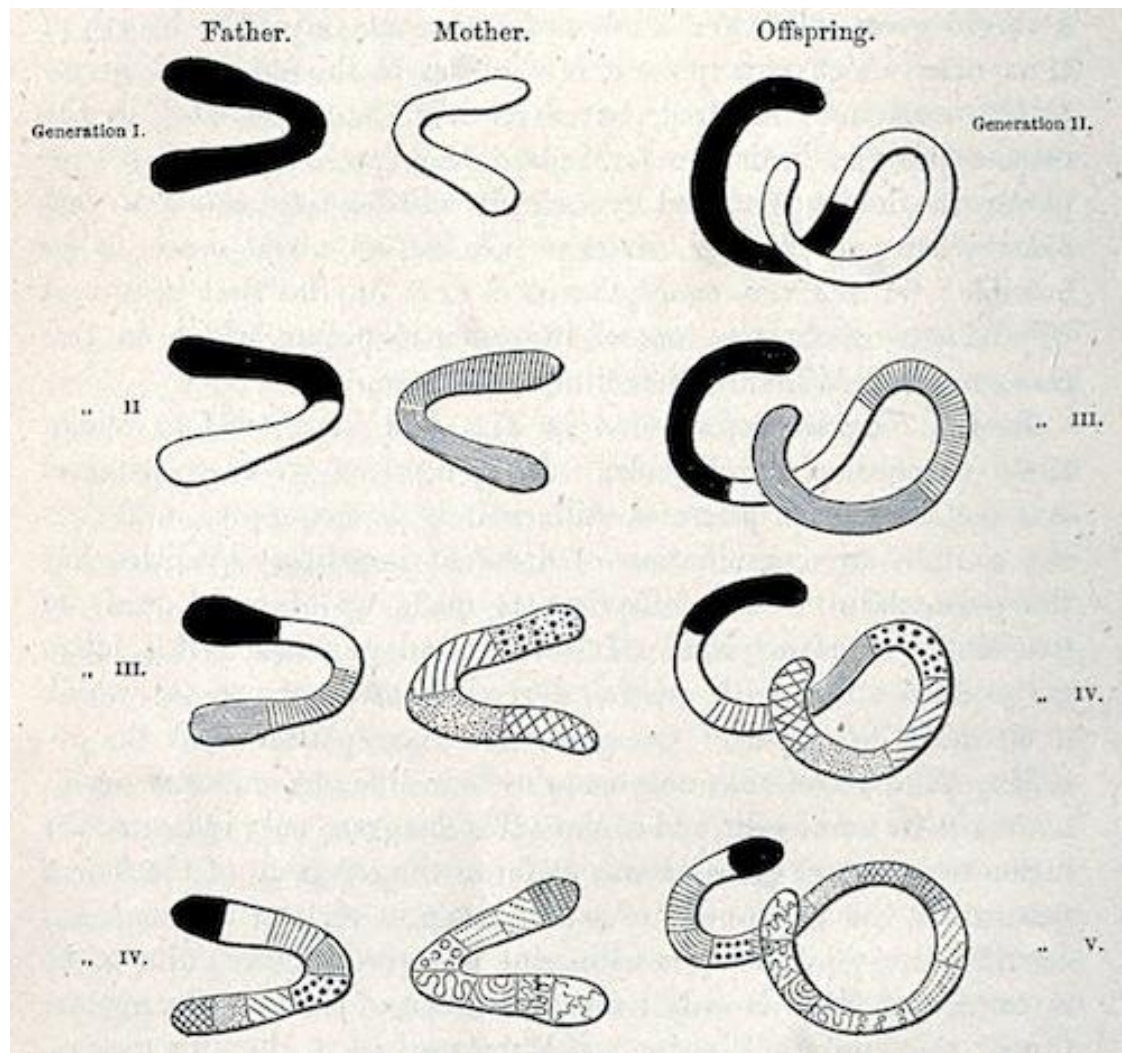


Рис. I.

Это *должно* быть так: вопрос только в том, как и когда произойдет предполагаемое сокращение.

Поскольку зародышевая плазма, согласно нашей теории, находится в ядре, необходимая редукция может быть произведена только путем ядерного деления; и совершенно независимо от любых уже сделанных наблюдений, мы можем с уверенностью утверждать, что *должна*

существовать форма ядерного деления, при которой предковая зародышевая плазма, содержащаяся в ядре, распределяется по дочерним ядрам таким образом, что каждое из них получает только половину количества, содержащегося в исходном ядре. После^[256] подробного обзора всего предмета нам больше не нужно сомневаться в том, что комплексный метод деления ядра, до сих пор известный как кариокинез, должен рассматриваться не просто как средство для деления общего количества ядерного вещества, но также для производства деления количества и качества каждого из его отдельных элементов. В гораздо большем числе случаев целью такого деления, очевидно, является достижение равного распределения ядерного вещества в двух дочерних ядрах, так что каждое из различных качеств, содержащихся в материнском ядре, передается двум дочерним ядрам. Такая интерпретация обычного кариокинеза менее неопределенна, чем, возможно, может показаться на первый взгляд. Мы, правда, не можем непосредственно видеть предковую зародышевую плазму и даже не знаем частей ядра, которые следует рассматривать как составляющие предковую зародышевую плазму; но если первоначальное открытие Флемминга о продольном разделении петель, лежащих в экваториальной плоскости ядерного веретена, должно иметь какое-либо значение, его целью должно быть деление и распределение различных видов мельчайших элементов ядерной нити как можно более равномерно. Было установлено, что две половины, полученные в результате продольного расщепления каждой петли, никогда не переходят в одно и то же дочернее ядро, а всегда в противоположных направлениях. Следовательно, существенным моментом не может быть деление ядра на абсолютно равные количества, но это должно быть распределение различных качеств ядерной нити, без исключения, в обоих дочерних ядрах. Но эти различные качества и есть то, что я назвал наследственной зародышевой плазмой, то есть зародышевой плазмой разных предков, которая должна содержаться в огромном количестве, но в очень малых количествах, в ядерной нити. Предположение об огромном количестве не только требуется феноменом наследственности, но также вытекает из сравнительно большой длины ядерной нити: более того, это подразумевает, что каждая из них присутствует в очень небольшом количестве. Огромное количество вместе с ничтожным количеством наследственной зародышевой плазмы позволяет нам заключить, что в целом они расположены линейным образом в виде тонких нитевидных петель: фактически, продольноерасщепление этих петель представляется мне почти доказательством существования такого расположения, поскольку без этого предположения процесс утратил бы какой-либо смысл.

Это единственный вид кариокинеза, который наблюдался до недавнего времени; но если предполагаемое деление ядра, приводящее к уменьшению числа предковых зародышевых плазм, имеет какое-либо реальное существование, должен существовать еще один вид кариокинеза, при котором первичные экваториальные петли не расщепляются в продольном направлении, а разделяются без деления на две группы, каждая из которых образует одно из двух дочерних ядер. В таком случае имело бы место требуемое сокращение числа предковых зародышевых плазм, поскольку каждое дочернее ядро получило бы только половину того количества, которое содержалось в материнском ядре.

Теперь имеется больше доказательств существования этого второго вида кариокинеза, чем тот факт, что этого требует моя теория; поскольку я полагаю, что он уже наблюдался, хотя и не был истолкован в этом смысле.

Весьма вероятно, что это верно в отношении^[257] наблюдения над яйцом *Ascaris megalcephala*: он обнаружил, что ядерное деление, которое привело к образованию полярного тела, отличается от обычного хода кариокинеза тем, что плоскость деления находится под прямым углом к тому, который обычно предполагается. Карной^[258] подтвердил это наблюдение в его основных чертах, и он сделал дальнейшее наблюдение, что из восьми ядерных петель, которые находятся на экваторе шпинделя, четыре удаляются с первым полярным телом, и что половина из оставшихся четырех удаляется со вторым полярным телом. Первое из этих двух делений следовало бы рассматривать как редукцию, если точно известно, что каждая из восьми ядерных петель состоит из различных предковых зародышевых плазм; но это предположение невозможно, хотя, с другой стороны, его нельзя *прямо* опровергнуть: поскольку мы не в состоянии видеть предковые зародышевые плазмы. Но, тем не менее, следует утверждать, что удаление первых четырех петель не подразумевает уменьшения числа предковых зародышевых плазм в ядре; потому что, как я уже утверждал, два последовательных деления числа предковых зародышевых плазм пополам немыслимы; и потому что первое полярное тело также присутствует в партеногенетических яйцеклетках, в которых такое деление на половины не может иметь места. Но кариокинетический процесс легко можно рассматривать как удаление овогенетической нуклеоплазмы, поскольку мы знаем из наблюдений Флемминга и Карной, что при определенных обстоятельствах могут происходить последующие деления, включающие увеличение числа ядерных петель вдвое. Эти последующие деления, конечно, происходят в дочерних ядрах. Этот факт доказывает, как я думаю, что существуют ядра, в которых одна и та же наследственная зародышевая плазма встречается в двух разных петлях: но такие петли, идентичные по составу их наследственной зародышевой плазмы, вполне могут содержать разные онтогенетические стадии этого вещества. Это будет иметь место в упомянутом примере, если четыре петли первого ядерного веретена рассматривать как овогенетическую нуклеоплазму, а четыре других - как зародышевую плазму. Следовательно, нет необходимости рассматривать первое деление ядра яйцеклетки как "сокращающее деление": его можно рассматривать как "равное деление"^[259] полностью аналогично тому типу деления, которое, по моему мнению, направляет развитие эмбриона. Этот вывод получил бы прямое доказательство, если бы было возможно показать, что восемь петель первого деления возникли в результате продольного расщепления четырех *первичных* петель: ведь продольное расщепление ядерной нити было бы средством, с помощью которого различные онтогенетические стадии зародышевой плазмы могли бы быть отделены друг от друга, не приводя к какому-либо уменьшению количества предковых зародышевых плазм в дочерних ядрах. Таким образом, я ранее пытался доказать, что онтогенетическое развитие яйцеклетки должно быть связано с прогрессивной трансформацией нуклеоплазмы в ходе последовательных ядерных делений, и эта трансформация очень часто (но не всегда) происходит таким образом, что различные качества нуклеоплазмы отделяются друг от друга в результате ядерного деления. Нуклеоплазма дочерних ядер будет идентичной, если две дочерние клетки потенциально должны содержать соответствующие части эмбриона; как, например, первые две сферы сегментации яйца лягушки, которые, согласно Roux^[260] соответствуют правой и левой половинам будущего животного. Но нуклеоплазма должна быть неодинаковой, если продукты деления должны развиваться в разные части эмбриона. Однако в обоих случаях кариокинез связан с продольным расщеплением ядерных нитей, и мы можем заключить из этого факта (который также подтверждается феноменами наследственности), что все такие ядра, независимо от того, подверглись ли они одинаковым или различным онтогенетическим преобразованиям своей нуклеоплазмы, идентичны в отношении содержащейся в них предковой зародышевой плазмы.

В течение всего процесса сегментации и всего развития эмбриона общее количество наследственной зародышевой плазмы, которое первоначально содержалось в зародышевой плазме оплодотворенной яйцеклетки, все еще должно содержаться в каждой из последующих клеток.

Таким образом, не может быть выдвинуто никаких возражений против точки зрения, что четыре петли первого полярного тела содержат овогенетическую нуклеоплазму, то есть идиоплазму, которая содержит общее количество предковых зародышевых плазм, но на продвинутой и высокоспециализированной стадии онтогенеза.

Образование второго полярного тела может быть справедливо рассмотрено как "редуцирующее деление", как деление, ведущее к изгнанию половины числа различных предковых зародышевых плазм в форме двух ядерных петель, поскольку невозможно привести никаких оснований в поддержку предположения, что четыре петли второго ядерного веретена состоят из идентичных пар. Более того, факты наследственности требуют предположения, что максимально возможное количество наследственной зародышевой плазмы накапливается в зародышевой плазме каждой зародышевой клетки, и, таким образом, небольшое количество петель означает не только увеличение количества, но и умножение количества различных наследственных зародышевых плазм, присутствующих в каждой из них. Если этот вывод верен, то не может быть никаких сомнений в том, что второе деление ядра яйцеклетки означает редукцию в вышеупомянутом смысле.

Но есть и другие наблюдения, которые, если они верны, также следует рассматривать как "сокращающие подразделения". Я имею в виду все те случаи, в которых продольное деление петель либо полностью отсутствует, либо не происходит до тех пор, пока петли не покинут экватор веретена и не переместятся к полюсам. В обоих случаях отношение к этому вопросу было бы одинаковым, поскольку в любом случае только половина числа первичных петель достигала бы каждого полюса. Следовательно, если первичные петли не состоят из идентичных пар, то из этого следует, что два дочерних ядра могут содержать только половину количества предковых зародышевых плазм, которые содержались в материнском ядре. Разделяются ли петли по пути к полюсам или на самих полюсах, никакой разницы в количестве наследственной зародышевой плазмы, которую они содержат, не произойдет, поскольку это число не может ни увеличиваться, ни уменьшаться. Только таким образом можно увеличить количество различных предковых зародышевых плазм. Я здесь ссылаюсь на наблюдения, сделанные Карном^[261] на клетках, которые образуют сперматозоиды у различных членистоногих. Следует признать, однако, что эти деления нельзя рассматривать как "сокращающие деления", если^[262] подтверждается предположение Флемминга, что во всех этих наблюдениях был упущен тот факт, что экваториальные петли являются не первичными, а вторичными, и что они возникли в результате продольного расщепления ядерной нити на предыдущих стадиях ядерного деления. Но этот вопрос может быть решен только путем возобновления расследования. Хотя в области кариокинеза было получено много превосходных результатов, предстоит еще очень многому научиться, прежде чем наши знания станут полными; и это неудивительно, если вспомнить о больших трудностях на пути наблюдения, которые в основном возникают из-за крошечных размеров объектов, подлежащих исследованию. Самые последние публикации Флемминга доказывают, что мы все еще находимся в разгаре расследования и что чрезвычайно интересные и важные процессы до сих пор ускользали от внимания. Надежная база фактов достигается лишь очень постепенно, и по-

прежнему существует много противоречивых мнений относительно деталей этого процесса. Поэтому я должен считать совершенно бесполезным, с моей точки зрения, вдаваться в критический анализ всего, что известно обо всех деталях кариокинеза. Я вполне удовлетворен тем, что показал, как можно представить, что требуемая моей теорией редукция происходит во время деления ядра; и в то же время указал, что уже есть наблюдения, которые могут быть истолкованы в этом смысле. Но даже если я ошибаюсь в этой интерпретации, теоретическая необходимость сокращения количества наследственной зародышевой плазмы, сокращения, повторяющегося в каждом поколении, представляется мне настолько надежно обоснованной, что процессы, с помощью которых это осуществляется, *должны* иметь место, даже если они не подкрепляются уже установленными фактами. Должно быть два вида кариокинеза в зависимости от различного физиологического эффекта процесса. Во-первых, кариокинез, посредством которого вся наследственная зародышевая плазма равномерно распределяется в каждом из двух дочерних ядер после разделения на половины; во-вторых, кариокинез, посредством которого каждое дочернее ядро получает только половину количества наследственной зародышевой плазмы, которой обладает материнское ядро. Первое можно назвать 'равным разделением', второе - "сокращающим разделением". Конечно, эти два процесса, которые так сильно различаются по своим эффектам, также должны характеризоваться морфологическими различиями, но мы не можем предположить, что последние обязательно заметны. Подобно тому, как во время деления первого и второго ядерного веретена в яйцеклетке *аскариды megaloccephala*, кариокинез протекает в целом по одному и тому же морфологическому пути, хотя мы должны приписывать двум процессам деления разные физиологические значения, — так может быть и в других случаях. 'Сокращающее деление' всегда должно сопровождаться уменьшением количества петель до половины их первоначального количества или поперечным разделением петель (если такое деление когда-либо происходит); хотя сокращение может происходить только тогда, когда петли не состоят из одинаковых пар. И не всегда будет легко решить, так ли это на самом деле. С другой стороны, форма кариокинеза, при которой происходит продольное расщепление петель *перед* их разделением с образованием дочерних ядер, всегда, насколько я могу судить, должна рассматриваться как 'равное деление'. На прилагаемых рисунках II и III приведены диаграммы, иллюстрирующие эти две формы кариокинеза, но я не имею в виду, что невозможно представить какую-либо другую форму, в которой они могут проявляться.

На рисунке II видно ядерное веретено в точке А, и в его экваториальной зоне расположены двенадцать первичных петель. Поперечные линии и другие обозначения на петлях указывают на то, что они состоят из разных предковых зародышевых плазм. Петли заштрихованы по-разному, чтобы сделать диаграмму более четкой. В точке В видно, что шесть петель переместились к обоим полюсам, так что рисунок представляет собой "сокращающее деление". Рисунок III представляет собой схематическое представление 'равного деления'. Шесть контуров в экваториальной зоне А показаны различными перекрестными линиями и штриховками как состоящие из разных предковых зародышевых плазм. Петли разделяются в продольном направлении в направлении, указанном продольной линией на каждой из них. На В видно, что половинки петель переместились к противоположным полюсам веретена, так что на каждом полюсе есть не только шесть петель, но и все шесть комбинаций наследственной зародышевой плазмы.

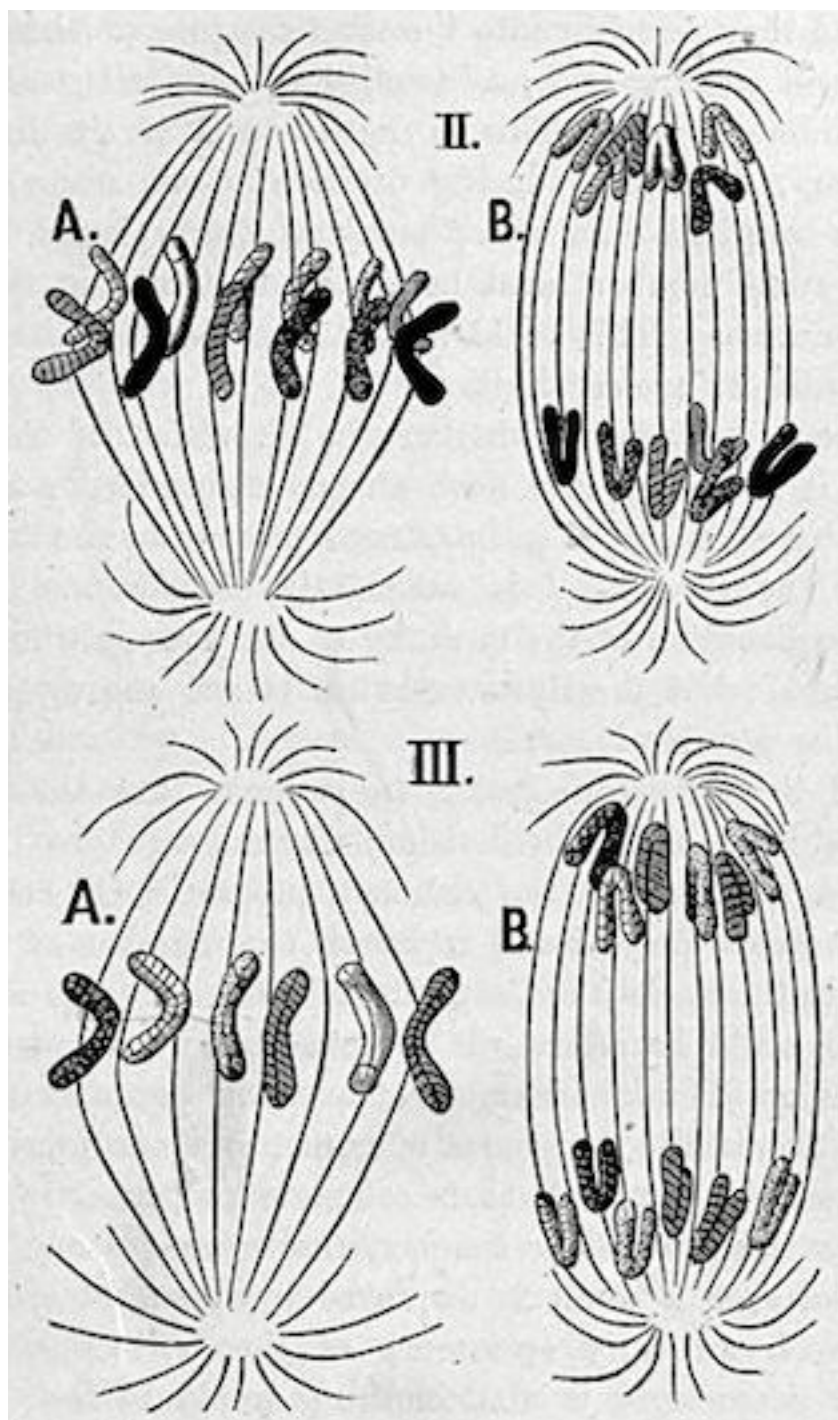


Рис. II, III.

Возможно, некоторые склонны рассматривать прямое ядерное разделение как "сокращающее разделение", но я считаю, что такая точка зрения была бы неверной. Лишь приблизительно верно, что ядерная нить разделена на две половины равного количества прямым делением, и точное равенство произошло бы только как бы случайно; так что мы не можем говорить об абсолютно равном распределении предковой зародышевой плазмы в двух дочерних ядрах. Но "редуцирующее деление", очевидно, должно приводить к совершенно регулярному и

равномерному распределению предковой зародышевой плазмы, хотя это не означает, что каждая предковая зародышевая плазма материнского ядра была бы представлена в каждом из двух дочерних ядер. Но если, например, из восьми ядерных петель в экваториальной плоскости четыре переходят в одно, а остальные четыре - в другое дочернее ядро, то каждое из последних будет содержать равное количество предковых зародышевых плазм, хотя и разных. Это действительно часть фундамента теории, поскольку при "редуцирующем делении" должна быть удалена ровно половина первоначального количества наследственной зародышевой плазмы, и точно такое же количество должно быть заменено в более поздний период ядром сперматозоида. Вряд ли это могло быть достигнуто с достаточной точностью путем прямого ядерного разделения.

Теперь я перехожу к вопросу, является ли изгнание второго полярного тела на самом деле, как я уже утверждал, уменьшением количества наследственной зародышевой плазмы, присутствующей в ядре яйцеклетки. Сама по себе точка зрения достаточно очевидна, и она могла бы дать объяснение значения процесса, который все еще очень востребован; но, тем не менее, будет не совсем бесполезно рассмотреть другие возможные теории.

Было бы вполне допустимо предположить, что самые молодые яйцеклетки, которые размножаются делением, могут подвергнуться одному "редуцирующему делению" в дополнение к обычному процессу. Конечно, это должно произойти только один раз, поскольку при повторении количество наследственных идиоплазм в ядре зародышевой клетки уменьшилось бы больше, чем могло бы быть впоследствии компенсировано увеличением в результате оплодотворения. Таким образом, количество наследственной зародышевой плазмы постоянно уменьшалось бы в ходе поколений — процесс, который неизбежно завершился бы их полным сведением к одному виду, а именно. к отцовской или материнской зародышевой плазме. Но возникновение такого результата опровергается фактами наследственности. Хотя такое раннее возникновение "редуцирующего деления" дало бы преимущества в том смысле, что ничего не было бы потеряно, поскольку оба дочерних ядра превратились бы в яйцеклетки, вместо того чтобы одно из них было потеряно как полярное тело, тем не менее я не верю, что это действительно происходит: против этого могут быть выдвинуты веские доводы.

Прежде всего, факты партеногенеза говорят против этого. Если бы количество наследственной зародышевой плазмы, полученной от родителей, сократилось до половины в яичнике молодого животного, как тогда могло бы вообще происходить партеногенетическое развитие? Верно, что на этом основании мы не можем сразу утверждать невозможность раннего "редуцирующего деления", поскольку, как я показал выше, способность к партеногенетическому развитию зависит от количества зародышевой плазмы, содержащейся в зрелой яйцеклетке; необходимое количество может быть произведено в процессе роста, совершенно независимо от количества различных видов наследственной зародышевой плазмы, составляющих ее составляющие. Размер кучи зерен может зависеть от количества зерен, а не от количества различных видов зерен. Но в другом отношении такое предположение привело бы к немыслимому выводу. Во-первых, количество предковой зародышевой плазмы в зародышевых клетках уменьшалось бы наполовину в каждом новом поколении, возникающем партеногенетическим методом; таким образом, через десять поколений присутствовала бы только $1/1024$ от первоначального количества предковых зародышевых плазм.

Теперь можно было бы предположить, что "редуцирующее деление" молодых яйцеклеток было утрачено в то время, когда вид принял партеногенетический способ размножения; но это предположение несостоятельно, потому что есть определенные виды, у которых одни и те же яйца могут развиваться либо половым, либо партеногенетическим путем (например, у пчелы). Мне кажется, что такие случаи отчетливо указывают на тот факт, что уменьшение количества наследственной зародышевой плазмы должно происходить непосредственно перед началом эмбрионального развития, или, другими словами, во время созревания яйцеклетки. В настоящее время решается только то, должно ли яйцо пчелы развиваться в эмбрион партеногенетическим или половым методом; такое решение вызвано, как было показано выше, тем фактом, что в первом случае изгоняется только одно полярное тело, в то время как во втором - два. Но если мы вынуждены допустить, что размножение посредством оплодотворения обязательно подразумевает уменьшение до половины числа наследственных зародышевых плазм, унаследованных от родителей, то дальнейший вывод очевиден, что второе деление ядра яйцеклетки и изгнание второго полярного тела представляют такое уменьшение и что это второе деление ядра яйцеклетки неравноценно в указанном выше смысле, а именно. одна половина наследственной зародышевой плазмы остается в ядре яйцеклетки, первоначальное количество впоследствии восстанавливается путем конъюгации с ядром сперматозоида; в то время как другая половина изгоняется из полярного тела и погибает.

Я могу добавить, что наблюдения, поскольку они распространились на такие мельчайшие процессы, действительно доказывают, что количество циклов сокращается наполовину. Уже упоминалось, что, согласно Карною, такое сокращение происходит у *Ascaris megalocephala*, но тот же автор также описывает процесс образования полярных телец у большого количества других нематод^[263], и его описания показывают, что процесс происходит таким образом, что количество предковых зародышевых плазм должно быть уменьшено наполовину. Иногда половина числа первичных петель переходит в ядро полярного тела, в то время как другая половина остается в яйцеклетке. В других случаях, как у *Ophiostomum mucronatum*, первичные ядерные стержни делятся поперечно - процесс, который должен приводить к тому же эффекту. Верно, что эти наблюдения требуют подтверждения, и поскольку при работе с неблагоприятными объектами трудности наблюдения чрезвычайно велики, могли иметь место ошибки в деталях; но я не думаю, что есть какие-либо основания сомневаться в точности основного пункта. И этот существенный момент заключается в том факте, что количество первичных петель делится пополам при образовании полярного тела.

Но даже если бы мы не могли признать, что такой вывод надежно обоснован, не подлежит сомнению, что образование второго полярного тела уменьшает наполовину количество ядра, которое стало бы ядром сегментации в партеногенетическом развитии яйцеклетки. Это простой логический вывод из двух следующих фактов: во-первых, партеногенетические яйца изгоняют только одно полярное тело; во-вторых, существуют яйца (например, пчелиные), в которых абсолютно точно та же половина ядра, которая изгоняется как второе полярное тело в яйце, требующем оплодотворения, остается в яйце, когда оно должно развиваться партеногенетически, и действует как половина ядра сегментации. Но это доказывает, что выброшенная половина ядра должна состоять из настоящей зародышевой плазмы, и, таким образом, закладывается надежное основание для предположения, что образование ядра второго полярного тела следует рассматривать как "редуцирующее деление".

Я давно был убежден, что половое размножение должно быть связано с сокращением числа наследственных зародышевых плазм наполовину, и что такое сокращение повторялось в каждом поколении. Когда в 1885 году я выдвинул свою теорию непрерывности зародышевой плазмы, я задолго до этого рассматривал вопрос о том, не следует ли интерпретировать образование и выталкивание полярных тел в этом смысле. Но два деления ядра яйцеклетки заставили меня колебаться. Эти два деления, по-видимому, не допускали такой интерпретации, поскольку при этом количество ядра делится не на половины, а на четвертинки. Но разделение числа наследственных зародышевых плазм на четверти вызвало бы, как было показано выше, непрерывное уменьшение, ведущее к их полному исчезновению; и такому заключению противоречат факты наследственности. По этой причине в то время я был вынужден выступить против мнения Страсбургера о том, что удаление полярных тел означает уменьшение количества ядерного вещества только наполовину. Мое возражение против такой точки зрения было обоснованным, когда я сказал, что количество идиоплазмы, содержащейся в ядре яйцеклетки, на самом деле уменьшается не до половины, а до одной четверти, поскольку происходят два последовательных деления. Я могу добавить, что я также рассматривал вопрос о том, не могут ли два последовательных деления иметь совершенно разное значение, — не приводит ли одно из них к удалению овогенетической нуклеоплазмы, в то время как другое приводит к уменьшению количества предковой зародышевой плазмы. Но в то время не было установленных фактов, подтверждающих предположение о таком различии, и я не хотел выдвигать эту идею, даже в качестве предположения, когда для нее не было надежного основания. Морфологические аспекты образования первого и второго полярных тел настолько чрезвычайно схожи, что подобное предположение можно было бы рассматривать как простое усилие воображения.

Хенсен^[264] также отверг вторую часть предположения о том, что должно происходить уменьшение количества наследственных элементов яйцеклетки и что такое уменьшение вызвано вытеснением полярных телец, поскольку он считал это несовместимым с только что открытым фактом, что полярные тельца образуются партеногенетическими яйцеклетками. Он заканчивает следующими словами: 'Если этот поразительный факт подтвердится, гипотеза, предполагающая, что яйцеклетка должна быть разделена пополам до созревания, будет опровергнута, и останется только довольно расплывчатое объяснение, что развитию эмбриона должен предшествовать процесс очищения'. Тем не менее Хенсен - единственный автор, который до сих пор принимал во внимание идею о том, что половое размножение вызывает регулярно происходящее "уменьшение наследственных элементов яйцеклетки".

III. Приведенные выше соображения применимы к мужским зародышевым клеткам.

Если результат предыдущих рассуждений верен, и если количество наследственной зародышевой плазмы, содержащейся в ядре яйцеклетки, предназначенной для оплодотворения, должно быть уменьшено наполовину, не может быть сомнений в том, что подобное уменьшение также должно произойти, в какое-то время и какими-то средствами, в зародышевой плазме мужских зародышевых клеток. Это должно быть так, если мы правы, утверждая, что молодые зародышевые клетки новой особи содержат то же ядерное вещество, ту же зародышевую плазму, которая содержалась в оплодотворенной яйцеклетке, из которой развилась особь. Молодые зародышевые клетки потомства должны содержать это вещество, если моя теория непрерывности зародышевой плазмы хорошо обоснована, поскольку эта

теория предполагает, что во время развития оплодотворенной яйцеклетки все количество зародышевой плазмы не проходит через различные стадии онтогенетического развития, но что небольшая часть остается неизменной и в более поздний период образует зародышевые клетки молодого организма, претерпев увеличение количества. Следовательно, согласно этому предположению, зародышевая плазма родителей должна быть обнаружена неизменной в зародышевых клетках потомства. Если бы эта теория была ложной, если бы зародышевая плазма зародышевых клеток была сформирована организмом заново, возможно, из "геммул" Дарвина, которые вливаются в зародышевые клетки со всех сторон, было бы невозможно понять, почему давным-давно не было установлено, что каждая зародышевая клетка должна получать только половину количества предковых геммул, присутствующих в теле родительницы. Следовательно, изгнание второго полярного тела — при условии справедливости моей интерпретации — является косвенным доказательством обоснованности теории непрерывности зародышевой плазмы, когда противопоставляется теории пангенезиса. Если, кроме того, имело место своего рода циклическое развитие идиоплазмы, как предполагал Страсбургер, и если его заключительная онтогенетическая стадия привела к повторному появлению исходного состояния зародышевой плазмы, мы не смогли бы понять, как какая-либо из наследственных зародышевых плазм могла быть утрачена в ходе такого хода развития.

Какая бы точка зрения, последняя или теория непрерывности зародышевой плазмы, ни была правильной, в любом случае мужские зародышевые клетки молодого животного должны содержать ту же зародышевую плазму, что и та, что существовала в оплодотворенной материнской яйцеклетке, то есть они должны содержать всю наследственную зародышевую плазму отца и матери. Следовательно, здесь должно произойти сокращение, ибо в противном случае количество наследственной зародышевой плазмы увеличивалось бы наполовину при каждом оплодотворении. Яйцеклетка дает $1/2$, а сперматозоид - $2/2$ от общего количества зародышевой плазмы, присутствующей в зародышевых клетках родителей. Но нет никаких оснований полагать, что сокращение зародышевой плазмы в сперматозоидах должно происходить точно так же, как в яйцеклетках, а именно. путем изгнания полярного тела. Напротив, процессы сперматогенеза настолько заметно отличаются от процессов овогенеза, что мы можем ожидать, что сокращение также происходит другим способом.

Яйцеклетка не изгоняет избыточную наследственную зародышевую плазму до конца своего развития, причем в форме, которая вызывает разрушение отделенной части. Это, безусловно, замечательно, поскольку зародышевая плазма - важнейшее вещество, и хотя кажется, что она расходуется впустую при производстве огромного количества сперматозоидов и яйцеклеток, такие отходы только кажутся, а на самом деле являются средством, которое делает вид способным к существованию. Возможно, удастся доказать, что и в этом случае расточительство является лишь кажущимся. Такое доказательство могло бы быть получено, если бы можно было показать, что средства, с помощью которых достигается снижение содержания яиц, являются выгодными, а следовательно, также, *при прочих равных условиях*, необходимыми. Мы видим, что везде, насколько простирается наше наблюдение, полезное является также действительным, если только оно действительно не недостижимо или может быть достигнуто только с помощью процессов, наносящих вред виду. И если спросить, почему зародышевая плазма тратится впустую при созревании яйцеклеток, то, возможно, удовлетворительным ответом будет следующее.

Предположим, что необходимое сокращение зародышевой плазмы происходит не при отделении второго полярного тела, а во время первого деления первой примитивной зародышевой клетки, которая находится в эмбрионе, так что две первые яйцеклетки, полученные в результате этого деления, уже содержали бы только половину количества предковых зародышевых плазм от отца и матери, содержащихся в оплодотворенной яйцеклетке. В этом случае основная цель, уменьшение наследственной зародышевой плазмы, была бы достигнута одним делением, и все последующие ядерные деления, вызывающие размножение этих двух первых зародышевых клеток, могли бы происходить посредством обычной формы ядерного деления, а именно. 'равное деление'. Но, возможно, природа заботится не только об этой одной главной цели, но и одновременно обеспечивает определенные второстепенные преимущества. В случае, который мы предположили, яйцеклетки зрелого яичника содержали бы только две различные комбинации зародышевой плазмы, которые мы можем назвать комбинациями *A* и *B*. Даже если бы образовались миллионы яйцеклеток, каждая из них содержала бы либо *A*, либо *B*, и, следовательно, (по крайней мере, в том, что касается женского пронуклеуса) из таких яйцеклеток могли возникнуть только два вида особей, а именно потомство *A'* и *B'*. Все потомство *A'* было бы так же похоже друг на друга, как однайцевые близнецы, и то же самое было бы верно для потомства *B'*.

Но если бы 'редуцирующему делению' подверглась не 1-я, а сотая эмбриональная зародышевая клетка, то одновременно этому делению подверглись бы сто клеток, и, таким образом, возникло бы двести различных комбинаций наследственной зародышевой плазмы, и в зрелом яичнике было бы обнаружено двести различных видов зародышевых клеток. Еще большее число различных комбинаций наследственных тенденций возникло бы, если бы "редуцирующее деление" произошло еще позже; но, несомненно, разнообразие в составе зародышевой плазмы должно быть наибольшим из всех, когда "редуцирующее деление" происходит не в течение периода, в течение которого зародышевые клетки подвергаются размножению, а в конце всего хода развития яичников и отдельно в каждой полностью созревшей яйцеклетке, готовой к эмбриональному развитию. В таком случае будет столько же различных комбинаций наследственной зародышевой плазмы, сколько яйцеклеток, ибо, как я показал выше, едва ли возможно, чтобы такое сложное тело, как ядерное вещество яйцеклетки, состоящее из бесчисленного множества различных единиц, когда—либо делилось дважды точно таким же образом. Следовательно, каждая яйцеклетка будет содержать несколько различную комбинацию наследственных склонностей, и, таким образом, потомство, возникающее из разных зародышевых клеток одной и той же матери, никогда не может быть идентичным. Следовательно, за счет позднего появления "редуцирующего деления" обеспечивается максимально возможная изменчивость потомства.

Если принять мою интерпретацию второго полярного тела, то очевидно, что позднее возникновение "редуцирующего разделения" доказано. В то же время мы получаем объяснение преимущества, получаемого за счет отсрочки сокращения зародышевой плазмы до окончания развития яйцеклетки в яичнике; потому что таким образом производится максимально возможное количество индивидуальных вариаций у потомства.

Если я не ошибаюсь, этот аргумент придает дополнительную поддержку идее, которую я выдвинул ранее, — что наиболее важной обязанностью полового размножения является сохранение и постоянное стимулирование индивидуальной изменчивости, фундамента, на котором строится трансформация видов^[265].

Но если спросить, несовместима ли отсрочка "редуцирующего деления" до окончания развития яйцеклетки в яичнике с сохранением другой половины делящегося ядра, я был бы склонен ответить, что "редуцирующее деление" зрелой яйцеклетки, приводящее к образованию двух яйцеклеток, вероятно, было филогенетическим предшественником нынешнего состояния. Я полагаю, что деление зрелой яйцеклетки — хотя сейчас оно столь крайне неравномерно — в очень отдаленные времена было равным; но что по причинам полезности, связанным со специализацией яйцеклеток животных, оно постепенно становилось все более и более неравномерным. Сейчас вряд ли возможно подробно описать различные причины полезности, которые привели к этому состоянию, но можно предположить, что огромный размер, которого достигают яйцеклетки многих животных, был особенно мощным фактором, вызывающим это изменение.

Тщательного рассмотрения этого последнего пункта, как мне кажется, требует сравнение яйцеклеток с мужскими зародышевыми клетками. Точно так же, как женские зародышевые клетки животных отличаются большим размером, мужские зародышевые клетки обычно примечательны своими крошечными пропорциями. В большинстве случаев было бы физиологически невозможно, чтобы крупная яйцеклетка, богатая желтком, достигла двойного своего определенного размера, чтобы подвергнуться делению на две равные половины и при этом сохранить характерный размер. Даже без дополнительных трудностей, налагаемых необходимостью такого деления, используются все средства — такие, как клетки, используемые в качестве пищи, или прохождение пищи из фолликулярных клеток в яйцеклетку и т.д. — для того, чтобы довести яйцеклетку до максимального достижимого размера. Более того, "уменьшающее деление" ядра не может произойти до того, как яйцеклетка достигнет своего полного размера, потому что овогенетическая нуклеоплазма все еще контролирует яйцеклетку и должна быть удалена до того, как зародышевая плазма сможет регулировать ее развитие. С помощью аргументов, подобных этим, я должен попытаться сделать весь предмет понятным.

Но совершенно иначе обстоит дело со сперматозоидами, которые обычно мельчайшие: здесь вполне возможно, что "редуцирующее деление" ядер может происходить путем равного деления сперматозоидов, происходящего ближе к концу периода их образования; то есть таким образом, что оба продукта деления остаются сперматозоидами, и ни один из них не погибает подобно полярным телам. Но другая возможность также требует рассмотрения, а именно, что редуцирующее деление может происходить на более ранней стадии развития сперматозоидов. Во всяком случае, приведенные выше аргументы, доказывающие, что следствием этого было бы отсутствие изменчивости в яйцеклетках, не были бы применимы в равной степени к мужским зародышевым клеткам. Среди яйцеклеток может быть очень важно, чтобы каждая из них обладала своим особым индивидуальным характером, обусловленным несколько иным составом ее зародышевой плазмы, поскольку значительная часть яйцеклеток часто развивается, хотя это никогда не бывает со всеми из них. Но выработка сперматозоидов у большинства животных настолько велика, что только очень небольшой процент может быть использован для оплодотворения. Следовательно, если бы, например, десять или сто сперматозоидов содержали зародышевую плазму точно такого же состава, так что, с точки зрения отцовского влияния, в результате получилось бы десять или сто идентичных особей, если бы все они были использованы для оплодотворения, такое устройство было бы практически безвредным, поскольку для этой цели был бы использован только один сперматозоид из огромного числа. С этой точки зрения мы могли бы ожидать, что 'редуцирующее деление' ядра сперматозоида произойдет не в конце развития сперматозоида,

а в какой-то более ранний период. Нет необходимых оснований для предположения, что это разделение должно произойти в конце развития, и без какой-либо причины естественный отбор не может действовать. Конечно, возможно, что причины других событий также могут включать возникновение этого разделения в конце развития; но в настоящее время мы не знаем ни о каких таких причинах. Я бы не рассматривал влияние специфической гистогенетической нуклеоплазмы, то есть сперматогенетической нуклеоплазмы, как такую причину, потому что количественные пропорции сильно отличаются от тех, которые достигаются при образовании яйцеклеток, и потому что не исключено, что небольшое количество истинной зародышевой плазмы, которая должна присутствовать в ядрах сперматозоидов на каждой стадии их формирования, может вступать в "восстановительное деление" со сперматогенетической нуклеоплазмой, даже когда последняя преобладает.

Как только мы сможем с уверенностью распознать формы ядерного деления, которые являются "редуцирующими делениями", вопрос будет решен в том, что касается сперматогенеза. Уже установлено, что различные формы ядерного деления происходят в разные периоды сперматогенеза. Я делаю это утверждение не только на основании своих собственных наблюдений, но и на основании наблюдений, которые были сделаны и на которых настаивали другие. Таким образом, ван Бенеден и Джулин^[266] заявили в 1884 году, что прямое и кариокинетическое ядерные деления чередуются друг с другом в сперматогенезе *Ascaris megalocephala*. Опять же, Карной^[267] четко указывает, что разные поколения клеток в одном и том же семеннике нередко могут демонстрировать значительные различия в отношении кариокинеза. 'Это может зайти так далеко, что прямое и косвенное разделение может происходить одновременно'. Платнер^[268] в своей превосходной статье о кариокинезе у чешуекрылых также указывает, что кариокинез сперматоцитов существенно отличается от кариокинеза сперматогоний. Согласно его описанию, последняя форма может быть очень хорошо интерпретирована как 'редуцирующее деление', поскольку экваториальная пластинка не образуется, а хроматиновые палочки (или гранулы, как их лучше называть в данном случае) остаются с самого начала по обе стороны экваториальной плоскости и, наконец, соединяются на противоположных полюсах, образуя два дочерних ядра. Более того, если Карной правильно заметил, форма кариокинеза, которую я ранее интерпретировал как "сокращающее деление", происходит в материнских клетках сперматозоидов - кариокинез, при котором хроматиновые палочки либо не делятся в продольном направлении, либо делятся таким образом после того, как они покинули экваториальную пластинку и направляются к полюсам. Сам Карной не придает особого значения этим наблюдениям, поскольку рассматривает их лишь как доказательства того, что продольное расщепление петель может происходить в разные периоды у разных видов — либо на экваторе, либо на пути к полюсам, либо даже на самих полюсах. Из заявлений автора мы не можем сделать вывод, происходит ли эта форма ядерного деления только в одном поколении клеток во время сперматогенеза, как это должно быть, если оно действительно представляет собой 'редуцирующее деление'. Пока этот вопрос не решен, мы не можем с уверенностью решить, следует ли рассматривать описанную форму кариокинеза как "редуцирующее разделение", к которому мы стремимся. Для решения этого вопроса необходимы новые исследования, предпринятые с этих точек зрения. Было бы бесполезно искать дополнительную поддержку этой теории, вдаваясь в дальнейшие детали и критически анализируя многочисленные наблюдения за сперматогенезом, которые к настоящему времени были зарегистрированы.

Я только упомяну, что среди различных ядер и других телец у разных животных, которые рассматривались разными наблюдателями как полярные тела сперматозоидов или клеток, образующих последние, по моему мнению, парануклеус ("Небенкерн") из "сперматид", описанный Ла Валеттом Сент-Джорджем^[269] имеет наивысшие претензии на то, чтобы быть рассматривается как гомолог полярного тела. Но я склонен отождествлять его скорее с первым, чем со вторым полярным телом яйцеклетки, и рассматривать его как гистогенетическую часть нуклеоплазмы, которая была изгнана или стала бессильной в результате внутренних преобразований. Есть две причины, которые приводят меня к такому выводу: во-первых, как я пытался показать выше, вполне вероятно, что наследственная зародышевая плазма удаляется не путем изгнания, а посредством равного клеточного деления; во-вторых, моя теория утверждает, что гистогенетическая нуклеоплазма не может стать бессильной до завершения гистологической дифференцировки.

Весь вопрос о деталях преобразований, которым подвергается ядро мужских половых клеток, не готов для выражения зрелого мнения. Из очень многочисленных и в основном подробных наблюдений, которые были зарегистрированы до сих пор, мы не можем с какой-либо степенью уверенности заключить, когда и как происходит 'восстановительное деление' ядра, и мы не можем решить, какие процессы означают очищение зародышевой плазмы от чисто гистогенетической части нуклеоплазмы. Но, возможно, для будущих исследований было небезынтересным то, что я попытался применить к мужским зародышевым клеткам взгляды, полученные из наших более точных знаний о соответствующих структурах у женщин, и таким образом указать на проблемы, которые в настоящее время в основном требуют решения.

IV. Вышеизложенные соображения применимы к Растениям.

Остается кратко рассмотреть случай с растениями. Очевидно, что 'редуцирующее деление' зародышевых ядер, если оно вообще имеет место, не может быть ограничено зародышевыми клетками животных. У растений должен быть соответствующий процесс, поскольку половое размножение, по существу, одинаково в обоих царствах; и если оплодотворению должно предшествовать удаление половины количеств наследственной зародышевой плазмы из яйцеклеток животных, то такая же необходимость должна быть и в случае растений.

Но всегда ли этот процесс протекает в форме полярных тел, а не, возможно, преимущественно или, во всяком случае, часто в форме равного клеточного деления, - это другой вопрос. Это правда, что полярные тела встречаются у многих растений, как мы знаем в основном из исследований Страсбургера^[270]. Страсбургер показывает, что клетки отделяются путем деления от зародышевых клеток и погибают. Но мне кажется сомнительным, всегда ли мы должны рассматривать их образование как удаление половины количества наследственной зародышевой плазмы, а не гистогенетической нуклеоплазмы зародышевой клетки. Мне кажется, что гистогенетическая нуклеоплазма должна присутствовать в высокодифференцированных растительных зародышевых клетках, особенно в мужских клетках, а также что она должна быть удалена во время созревания клетки, если принять мою идею о гистогенетической нуклеоплазме. Как я уже упоминал, очень возможно, что могут существовать совершенно индифферентные зародышевые клетки, а именно. клетки, которые полностью лишены специфической гистологической структуры, и в таких случаях гистогенетическая нуклеоплазма отсутствовала бы; и во время созревания таких зародышевых клеток не образовалось бы полярного тела для ее удаления. Эта точка зрения согласуется с тем фактом,

что полярные тела отсутствуют у многих растений. Более того, я далек от утверждения, что в случаях, когда встречаются полярные тела, они должны иметь вышеупомянутое значение. Я только хочу указать, что сокращение, которое предполагается необходимым для ядра растительных зародышевых клеток, не обязательно следует искать в конце их созревания, но, возможно, даже чаще, при равном делении зародышевых клеток в течение некоторого периода их развития.

Мне также не кажется невозможным, что ряд этих растительных 'полярных тел' может иметь совершенно иное значение, а именно. выполнять какую-то особую функцию, связанную с оплодотворением, как в так называемых 'клетках вентрального канала' высших криптогамов и хвойных. Поскольку мы знаем, что даже два полярных тела яйцеклетки животного не идентичны — хотя внешне они чрезвычайно похожи и хотя они возникают совершенно сходным образом, — я еще больше, чем раньше, склонен считать, что очень разные "полярные тела" растений имеют совершенно разное значение.

Но я не считаю себя вправе подробно критиковать результаты ботанических исследований. Я должен предоставить решение таких вопросов ботаникам, и я только хочу четко заявить, что "редуцирующее деление" ядер зародышевых клеток должно происходить как у растений, так и у животных.

V. Выводы относительно наследственности.

Идеи, развитые в предыдущих параграфах, приводят к замечательным выводам относительно теории наследственности, выводам, которые не согласуются с идеями по этому вопросу, полученными до сих пор. Ибо, если каждая яйцеклетка выбрасывает половину количества своей наследственной зародышевой плазмы во время созревания, зародышевые клетки одной и той же матери не могут содержать одинаковые наследственные тенденции, если, конечно, мы не предположим, что соответствующая наследственная зародышевая плазма сохраняется во всех яйцеклетках — предположение, которое не может быть поддержано. Ибо, когда мы рассматриваем, как многочисленны предковые зародышевые плазмы, которые должны содержаться в каждом ядре, и далее, насколько невероятно, что они расположены совершенно одинаковым образом во всех зародышевых клетках, и, наконец, насколько невероятно, что ядерная нить всегда должна разделяться в одном и том же месте с образованием соответствующих петель или стержней, - мы приходим к выводу, что совершенно невозможно, чтобы "редуцирующее деление" ядра происходило идентичным образом во всех зародышевых клетках одного яичника, так что один и тот же предковый зародыш может быть разделен точно таким же образом. -плазма всегда удалялась бы из полярных тел. Но если одна группа наследственной зародышевой плазмы изгоняется из одной яйцеклетки, а другая группа - из другой, то из этого следует, что никакие две яйцеклетки не могут быть совершенно одинаковыми в отношении содержащихся в них наследственных тенденций: все они должны отличаться. Во многих случаях различия будут лишь незначительными, то есть когда яйцеклетки содержат очень похожие комбинации наследственной зародышевой плазмы. При других обстоятельствах различия будут очень велики, а именно. когда комбинации наследственной зародышевой плазмы, сохраненной в яйцеклетке, очень различны. Я мог бы здесь упомянуть различные другие соображения; но это увело бы меня слишком далеко от моей темы, к новым теориям наследственности. Я надеюсь, что смогу в какой-нибудь более поздний период продолжить развитие теоретических идей, которые просто обозначены в настоящем эссе. Я

только хочу показать, что следствия, которые следуют из моей теории о втором делении ядра яйцеклетки и образовании второго полярного тела, ни в коей мере не противоречат фактам наследственности и даже объясняют их лучше, чем это было возможно до сих пор.

Тот факт, что дети одних и тех же родителей никогда не бывают полностью идентичными, до сих пор можно было объяснить только смутным предположением, что наследственные тенденции деда преобладают у одного, а бабушкины - у другого, в то время как тенденции прадеда преобладают у третьего, и так далее. Каких-либо дополнительных объяснений относительно того, почему это должно было произойти, совершенно не требовалось. Другие даже искали объяснение различным влияниям питания, которым совершенно верно подвергается яйцеклетка в яичнике во время своего более позднего развития, в зависимости от ее положения и непосредственного окружения. Я сам ссылался на эти влияния в качестве частичного объяснения^[271], прежде чем я ясно осознал, насколько чрезвычайно слабыми и бессильными являются влияния питания по сравнению с наследственными склонностями. Согласно моей теории, различия между детьми одних и тех же родителей становятся понятными простым способом из того факта, что каждая материнская зародышевая клетка (я буду говорить об отцовских зародышевых клетках позже) содержит особую комбинацию наследственной зародышевой плазмы и, следовательно, также особую комбинацию наследственных тенденций. Эти последние своим сотрудничеством также дают в каждом конкретном случае различный результат, а именно. потомство, которое характеризуется более или менее выраженными индивидуальными особенностями.

Но теория, объясняющая индивидуальные различия ссылкой на неравенство половых клеток, может быть доказана с высокой степенью вероятности путем обращения к фактам противоположного рода, а именно. показывая, что идентичность между потомками возникает только тогда, когда они произошли из одной и той же яйцеклетки. Хорошо известно, что иногда некоторые дети от одних и тех же родителей кажутся почти совершенно одинаковыми, но такие дети без исключения являются близнецами, и есть все основания полагать, что они произошли от *одной* яйцеклетки. Другими словами, два ребенка совершенно похожи, потому что они произошли из одной и той же яйцеклетки, которая, конечно, могла содержать только одну комбинацию наследственной зародышевой плазмы и, следовательно, наследственных тенденций^[272]. Факторы, которые благодаря своему взаимодействию контролировали построение организма, были теми же самыми, и, следовательно, результаты также были теми же самыми. Близнецы, полученные из одной яйцеклетки, идентичны: это утверждение, которое, хотя и не доказано математически, может рассматриваться как почти достоверное. Но есть и близнецы, которые не обладают такой высокой степенью сходства, и они даже гораздо более распространены, чем другие. Объяснение следует искать в том факте, что последние были получены из двух яйцеклеток, которые были оплодотворены в одно и то же время.

Действительно, в большинстве случаев каждый близнец заключен в свои собственные эмбриональные оболочки, в то время как гораздо реже оба близнеца заключены в одни и те же оболочки. Только в одном пункте доказательство является неполным; ибо еще не было показано, что идентичные близнецы всегда происходят из одной яйцеклетки, поскольку такое происхождение, наряду с высокой степенью сходства, может быть установлено только как встречающееся вместе в небольшой доле случаев. Таким образом, мы видим, что при максимально идентичных условиях питания из *двух* яйцеклеток развиваются непохожие близнецы, из *одной* - *однояйцевые* близнецы; хотя мы пока не можем утверждать, что последний результат следует неизменно. Возможно, что стимулом для производства двух

яйцеклеток из одной может послужить поступление двух сперматозоидов, но эти последние, как было показано выше, вряд ли могли содержать идентичные наследственные тенденции, и, таким образом, не возникли бы два идентичных близнеца. Действительно, по-видимому, наблюдались некоторые случаи, когда различия проявлялись у близнецов, которые были заключены в одни и те же эмбриональные оболочки; но, тем не менее, я полагаю, что два сперматозоида не являются необходимыми для образования близнецов из одной яйцеклетки. Мы знаем, это правда, из исследований Fol^[273], что многократное оплодотворение приводит к одновременному зарождению нескольких эмбрионов в икринках морских звезд. Но некоторые эмбрионы и молодые животные развиваются не таким образом, поскольку эмбриональное развитие вскоре прекращается, и яйцеклетка погибает.

Недавние наблюдения Борна^[274] на яйцеклетках лягушки также делают весьма вероятным, что двойное развитие происходит при попадании двух сперматозоидов в яйцеклетку, но здесь также были произведены только уродцы, а не близнецы. С другой стороны, было показано, что у птиц близнецы могут появиться из одного яйца, и нет никаких оснований полагать, что их появление происходит из-за многократного оплодотворения. Но если можно предположить, что человеческие близнецы, будучи идентичными, произошли от одной яйцеклетки, то мне кажется чрезвычайно вероятным, что оплодотворение также было произведено одним сперматозоидом. Мы не можем понять, как могла быть достигнута такая высокая степень сходства, если бы использовались две сперматозоиды, поскольку мы вынуждены предположить, что две такие клетки очень редко содержат идентичную зародышевую плазму.

Наиболее вероятно, что ядро яйцеклетки срастается с ядром отдельного сперматозоида, но образующееся в результате сегментации ядро делится вместе с самим телом клетки без возникновения тех онтогенетических изменений в зародышевой плазме, которые происходят в норме. Нуклеоплазма двух дочерних клеток все еще остается в состоянии зародышевой плазмы, и после этого начинается ее онтогенетическая трансформация — трансформация, которая, конечно, должна протекать одинаково в обеих клетках и приводить к получению идентичного потомства. Это, по крайней мере, возможное объяснение, которого мы можем придерживаться до тех пор, пока оно не будет подтверждено или опровергнуто новыми наблюдениями, — объяснение, которое, кроме того, подтверждается хорошо известным процессом почкования яиц низших животных.

VI. Перепросмотр.

Кратко подведем итоги этого эссе: фундаментальный факт, на котором основано все остальное, заключается в том, что *два* полярных тельца удаляются в качестве подготовки к эмбриональному развитию из всех яйцеклеток животных, требующих оплодотворения, в то время как из всех партеногенетических яйцеклеток удаляется только *одно* такое тело.

Этот факт в первую очередь опровергает всякое чисто морфологическое объяснение этого процесса. Если бы такое филетическое воспоминание о двух последовательных делениях ядра яйцеклетки не имело физиологической ценности, оно должно было бы сохраниться и в партеногенетической яйцеклетке.

По моему мнению, удаление первого полярного тела подразумевает удаление овогенетической нуклеоплазмы, когда она становится излишней после завершения созревания яйцеклетки. Удаление второго полярного тела может означать только удаление части самой зародышевой плазмы, удаление, при котором количество предковых зародышевых плазм уменьшается до половины. Это сокращение также должно происходить в мужских половых клетках, хотя мы не можем с уверенностью связать его ни с одним из гистологических процессов сперматогенеза, которые наблюдались до сих пор.

Партеногенез имеет место, когда вся наследственная зародышевая плазма, унаследованная от родителей, сохраняется в ядре яйцеклетки. Развитие путем оплодотворения требует, чтобы половина количества этих наследственных зародышевых плазм была сначала удалена из яйцеклетки, а первоначальное количество снова восстанавливалось путем добавления ядра сперматозоида к оставшейся половине.

В обоих случаях начало эмбриогенеза зависит от наличия определенного, и в обоих случаях равного, количества зародышевой плазмы. Это определенное количество вырабатывается путем добавления ядра сперматозоида к яйцеклетке, требующей оплодотворения, и начало эмбриогенеза следует сразу за оплодотворением. Партеногенетическая яйцеклетка содержит внутри себя необходимое количество зародышевой плазмы, и последняя вступает в активное развитие, как только единственное полярное тельце удалит овогенетическую нуклеоплазму. Вопрос, который я поднимал в предыдущем случае...Когда партеногенетическая яйцеклетка способна к развитию?" — теперь допускает точный ответ — "Сразу после изгнания полярного тела".

Из предыдущих фактов и соображений следует важный вывод, что зародышевые клетки любого индивидуума не содержат одинаковых наследственных тенденций, но все они различны в том смысле, что ни одна из двух из них не содержит в точности одинаковых комбинаций наследственных тенденций. От этого факта зависят хорошо известные различия между детьми одних и тех же родителей.

Но более глубокий смысл этого устройства, несомненно, следует искать в индивидуальной изменчивости, которая, таким образом, постоянно поддерживается и всегда выливается в новые комбинации. Таким образом, половое размножение следует объяснять как механизм, обеспечивающий постоянно меняющийся запас индивидуальных различий.

Сноски к эссе VI.

234. See Berichten der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., Band III. (1887) Heft I, 'Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern,' by August Weismann and C. Ischikawa.

235. Т. I., стр. 60.

236. Самым недавним примером такого рода является превосходная работа О. Шульце 'Об управлении земноводными', Zeitschr. f. wiss. Зоол., Bd. XLV. 1887. Шульце доказал, что два полярных тела выделяются из яйца аксолотля и лягушки, хотя все предыдущие наблюдатели, включая О. Хертвига, не смогли их обнаружить. Таким образом, последний авторитетный

источник утверждает в результате исследования, специально направленного на этот вопрос, что ядро трансформируется особым образом ("Befruchtung des thierischen Eies", III. стр. 81).

237. O. Hertwig, 'Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung, und Theilung des thierischen Eies,' Morpholog. Jahrbuch, I, II, and III. 1875-77.

238. H. Fol, 'Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux.' Genève, Bâle, Lyon, 1879.

239. Bütschli, 'Entwicklungsgeschichtliche Beiträge,' Zeitschr. f. wiss. Zoöl. Bd. XXIX. стр. 237. 1877.

240. К. С. Майнот, "Учетная запись и т.д.", материалы Бостонского общества. История., т. хix. с. 165. 1877.

241. Ф. М. Бальфур, "Сравнительная эмбриология".

242. Nägeli, 'Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre,' München und Leipzig, 1884.

243. См. Второе и четвертое эссе в настоящем томе.

244. Hensen, 'Die Grundlagen der Vererbung,' Zeitschr. f. wiss. Landwirthschaft. Берлин, 1885, с. 749.

245. O. Hertwig, 'Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.' Jena, 1886.

246. Bütschli, 'Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörperchen,' Biol. Централблатт, Bd. VI. стр. 5. 1884.

247. Это наблюдение было впервые опубликовано в виде примечания в конце четвертого эссе в настоящем томе. См. стр. 249.

248. Weismann, 'Richtungskörper bei parthenogenetischen Eieren,' Zool. Anzeiger, 1886, p. 570.

249. Blochmann, 'Ueber die Richtungskörper bei den Insekteneiern,' Biolog. Централблатт, 15 апреля 1887 г.

250. F. Stuhlmann, 'Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus,' Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. I. p. 101.

251. В летних яйцах коловратки я вместе с мистером Ишикавой наблюдал одно полярное тело, и мы смогли точно установить, что второе не сформировалось. Ядерноеверетено уже наблюдал Тессин, а Биллет заметил полярные тела в *Филодине*, но не придал никакого значения их количеству. Эти последние наблюдения не были убедительными доказательствами образования полярных телец в партеногенетических яйцах до тех пор, пока не было известно, могут ли летние яйца коловраток развиваться партеногенетически, или они могут развиваться

только таким образом. Зная теперь, что партеногенетические яйца выбрасывают только одно полярное тельце, нам, возможно, будет позволено сделать вывод, что летнее яйцо коловратки (*Lacinularia*), которое выбрасывало только одно полярное тельце, должно было быть партеногенетическим яйцом. Но я могу добавить, что нам также удалось напрямую доказать наличие партеногенеза у коловраток, как будет подробно описано в другой статье.

252. См. Эссе IV, Часть III. стр. 225.

253. E. Bessels, 'Die Landois'sche Theorie, widerlegt durch das Experiment.' Zeitschr. f. wiss. Зоол. Bd. XVIII. стр. 124. 1868.

254. l. c., стр. 110.

255. Strasburger, 'Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung.' Jena, 1884.

256. Wilhelm Roux, 'Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.' Leipzig, 1884.

257. E. van Beneden, 'Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.' Ганд и Лейпциг, Париж, 1883.

258. J. B. Carnoy, 'La Cytodiérèse de l'œuf, la vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris megaloccephala*.' Louvain, Gand, Lierre, 1886.

259. См. стр. 364.

260. Wilhelm Roux, 'Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo,' No. 3, Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1885, p. 45.

261. Carnoy, 'La Cytodiérèse chez les Arthropodes.' Louvain, Gand, Lierre, 1885.

262. Flemming, 'Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle.' Аpx. ф. микр. Anat. Bd. XXIX, 1887.

263. Carnoy, 'La Cytodiérèse de l'œuf; la vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes.' Louvain, Gand, Lierre. 1886.

264. Hensen, 'Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis,' Zeitschr. f. wissenschaftl. Landwirthschaft, Berlin, 1885, p. 731.

265. См. предыдущее эссе "Значение полового размножения в теории естественного отбора".

266. Э. ван Бенеден и Жюлин, 'Сперматогенез у мегалоцефальной аскариды'. Брюссель, 1884.

267. Carnoy, 'La Cytodiérèse chez les Arthropodes.'

268. Gustav Platner, 'Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung.' Международный. Monatsschrift f. Anatomie und Histologie, Bd. III. Heft 10. Leipzig, 1886.

269. La Valette St. George, 'Ueber die Genese der Samenkörper.' Fünfte Mittheilung. Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen,' Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XV. 1878.

270. Вейсман, "Studien zur Descendenztheorie", ii. стр. 306, Лейпциг, 1876, переведено Мелдолой; см. "Исследования по теории происхождения", стр. 680.

271. l. c., стр. 92.

272. [Аналогичный вывод о том, что идентичные яйцеклетки приводят к появлению идентичных особей, был сделан на основе тех же данных Фрэнсисом Гальтоном в 1875 году. См. "Историю близнецов как критерий относительных сил природы и воспитания" Фрэнсиса Гальтона, F.R.S., Журнал Антропологического института, 1875, стр. 391; также того же автора, "Краткие заметки о наследственности и т. Д. У близнецов", в том же журнале, 1875, стр. 325.

Автор исследовал около восьмидесяти случаев близкого сходства между близнецами и смог получить поучительные подробности в тридцати пяти из них. Из последних было зафиксировано не менее семи случаев, 'когда оба близнеца страдали каким-то особым недугом или обладали какой-то исключительной особенностью'; в девяти случаях оказалось, что 'оба близнеца склонны болеть одновременно'; в одиннадцати случаях имелись свидетельства замечательной ассоциации идей; в шестнадцати случаях вкусы и склонности были описаны как очень похожие. Эти признаки идентичности даются в дополнение к более поверхностным признакам, представленным неспособностью незнакомых людей или даже родителей различать близнецов. Очень интересная часть расследования была связана с дальнейшей жизнью тридцати пяти близнецов. "В некоторых случаях сходство тела и разума оставалось неизменным до глубокой старости, несмотря на очень разные условия жизни", в других случаях "родители приписывали такое несходство полностью или почти полностью какой-либо форме болезни".

Выводы автора таковы: 'Близнецы, которые были очень похожи друг на друга в детстве и ранней юности и воспитывались в не очень отличающихся условиях, либо вырастают непохожими из-за развития природных характеристик, которые поначалу дремали, либо они продолжают свою жизнь, отсчитывая время, как двое наручных часов, и их едва ли можно вывести из равновесия, за исключением какого-нибудь физического толчка. Природа намного сильнее воспитания в том ограниченном диапазоне, который я тщательно выделил для последнего.' И еще: "там, где болезни близнецов постоянно схожи, часы их двух жизней идут регулярно и с одинаковой скоростью, управляемые их внутренним механизмом. Сторонники необходимости могут извлечь новые аргументы из истории жизни близнецов".

Приведенные выше факты и заключения справедливы для близнецов одного пола, из которых, во всяком случае, большинство, как показывают наблюдения Кляйнвехтера, были заключены в одни и те же эмбриональные оболочки и, следовательно, предположительно произошли от одной яйцеклетки; но в более редких случаях близнецы, хотя также неизменно одного пола, были отмечены заметными различиями, большими, чем те, которые обычно отличают детей одной семьи. Мистер Гальтон встретился с двадцатью подобными случаями. У таких близнецов условия обучения и т.д. они были настолько похожи, насколько это возможно, так что убедительно подтверждается свидетельство власти природы над воспитанием. Г-н Гальтон пишет: 'У меня нет ни единого случая, когда мои корреспонденты говорили бы о изначально непохожих характерах, которые стали ассимилированными благодаря идентичному воспитанию. Впечатление, которое все эти свидетельства оставляют в сознании, вызывает недоумение, может ли воспитание вообще что-либо сделать, помимо инструктажа и профессиональной подготовки ".

Тот факт, что близнецы, произведенные из одной яйцеклетки, по—видимому, неизменно одного пола, сам по себе чрезвычайно интересен, поскольку доказывает, что пол особи предопределен в оплодотворенной яйцеклетке. - Е. Б. П.]

273. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie: Genève, Bâle, Lyon. 1879.

274. Born, 'Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung.' Breslauer ärztl. Zeitschrift, 1882.

VII.

О ПРЕДПОЛАГАЕМЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВАХ

ИЗ

ПЕРЕДАЧА УСВОЕННЫХ СИМВОЛОВ.

1888.

Из 'Biologisches Centralblatt', Bd. VIII. № 3 и 4, стр. 65

и 97-й: апрель 1888 года.

VII.

О ПРЕДПОЛАГАЕМЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВАХ ПЕРЕДАЧИ ПРИОБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ.

В лекции о наследственности, прочитанной в 1883 году^[275] Я впервые высказал мнение, что приобретенные признаки не могут передаваться; и затем я заявил, что доказательств такой передачи нет, что ее возникновение теоретически маловероятно и что мы должны попытаться объяснить трансформацию видов без ее помощи. С тех пор многие биологи высказали свое мнение по этому вопросу, некоторые из них согласились со мной, в то время как другие заняли противоположную сторону. Нет необходимости ссылаться на тех, кто критикует мое мнение, не разобравшись сначала в истинном предмете спора, который касается истинного значения фразы 'приобретенный характер'. Я думаю, что в настоящее время общепризнано, что с этим вопросом связана очень важная проблема, решение которой решающим образом внесет вклад в формирование представлений о причинах, вызвавших трансформацию видов. Ибо, если приобретенные признаки не могут быть переданы, теория Ламарка полностью рушится, и мы должны полностью отказаться от принципа, с помощью которого только Ламарк пытался объяснить трансформацию видов, — принципа, применение которого было сильно ограничено

Дарвином при открытии естественного отбора, но который все еще в значительной степени сохранялся им. Даже кажущиеся мощными факторы трансформации — использование и неиспользование органов, результаты практики или пренебрежения — теперь нельзя рассматривать как оказывающие какое-либо прямое преобразующее влияние на вид. И то же самое верно для всех других прямых воздействий, таких как питание, свет, влажность и та комбинация различных воздействий, которую мы называем климатом. Все это, при использовании или неиспользовании, возможно, может оказать большое воздействие на тело (сому) индивидуума, но не может оказать никакого эффекта на трансформацию вида, просто потому, что они никогда не смогут достичь зародышевых клеток, из которых возникает следующее поколение. Но если — как мне кажется — факты данного случая вынуждают нас отвергнуть предположение о передаче приобретенных признаков, остается только один принцип, с помощью которого мы можем объяснить видовую трансформацию — прямое изменение зародышевой плазмы, как бы мы ни воображали, что такие изменения были произведены и объединены для формирования полезных модификаций организма.

Трудность понимания этих процессов трансформации никоим образом не облегчается отказом от теории Ламарка. На самом деле трудность становится намного больше, поскольку теперь мы вынуждены искать иное объяснение многим явлениям, которые ранее считались понятными. Но это вряд ли можно рассматривать как причину для непринятия данной точки зрения, поскольку нам не хватает правильного объяснения, а не простого и удобного. Мы ищем истину, и когда мы осознаем, что наш путь ведет в неправильном направлении, мы должны оставить его и пойти другой дорогой, даже если она сопряжена с большими трудностями.

Моя теория основывается, с одной стороны, на определенных теоретических соображениях, которые будут упомянуты ниже, и которые я пытался развить в предыдущих статьях^[276]. С другой стороны, это основано на отсутствии каких-либо фактических доказательств передачи приобретенных символов. Мою теорию можно опровергнуть двумя способами: либо фактически доказав, что приобретенные признаки передаются, либо показав, что определенные классы явлений не поддаются абсолютно никакому объяснению, если только такие признаки не могут быть переданы. Следует признать, однако, что мы должны быть очень осторожны, принимая доказательства этого последнего рода, поскольку невозможность объяснить данное явление может быть просто временной и может исчезнуть с развитием науки. Никто не смог бы объяснить полезные приспособления, столь распространенные у животных и растений, до того, как на эти явления упал свет теории естественного отбора; в то время мы были бы далеки от истины, если бы предположили, что организмы обладают способностью, которая заставляет их отвечать на внешние воздействия полезными модификациями, силой, неизвестной нигде, совершенно недоказанной и подтверждаемой только тем фактом, что в то время казалось невозможным объяснить эти явления каким-либо другим способом.

Хотя моя теория не была опровергнута, я, тем не менее, попытаюсь привести в дальнейшем соответствие с ней некоторые явления, которые на первый взгляд кажутся противоречащими ей. Впервые я начал изучать этот курс в своей статье "О наследственности"^[277]. В этой статье я попытался показать, как тот факт, что вышедшие из употребления органы становятся рудиментарными, может быть легко объяснен без допущения передачи приобретенных признаков; а также что происхождение инстинктов во всех случаях может быть отнесено к процессу естественного отбора^[278], хотя многие наблюдатели следовали Дарвину в объяснении

их как унаследованных привычек, — точка зрения, которая становится несостоятельной, если привычки, принятые и практикуемые в течение одной жизни, не могут передаваться.

Другие явления, которые, по-видимому, представляли трудности, также были рассмотрены и приведены в соответствие с теорией, и я думаю, что мне удалось показать, что могут быть даны адекватные и простые объяснения.

Безусловно, остается много явлений, которые, по-видимому, противоречат моей теории и которым необходимо найти новое объяснение. Таким образом, Романес^[279], вслед за Гербертом Спенсером^[280], недавно указал на феномен корреляции как на доказательство передачи приобретенных признаков; но в недалеком будущем я надеюсь уметь рассмотреть это возражение и показать, что кажущаяся поддержка, оказываемая старой идее, на самом деле ненадежна и рушится, как только она подвергается критическому анализу. Я полагаю, что смогу доказать, что корреляция не может быть использована в качестве косвенного доказательства гипотезы, для которой все прямые доказательства все еще полностью отсутствуют. Не следует забывать, что *бремя доказывания* лежит на моих оппонентах: они защищают утверждение, что приобретенные признаки могут передаваться, и поэтому они должны привести фактические доказательства; ибо сам факт, что это утверждение до сих пор принималось как само собой разумеющееся почти всеми и лишь очень немногие подвергали сомнению (такие, как Он, Дюбуа-Реймон и Пфлюгер), не может рассматриваться как какое-либо доказательство его достоверности. Ни один из приведенных до сих пор фактов не может быть принят в качестве доказательства этого предположения. Такие доказательства должны быть найдены: должны быть обнаружены факты, которые могут быть поняты только с помощью этой гипотезы. Если бы, например, можно было показать, что искусственное увечье самопроизвольно повторяется у потомства с достаточной частотой, чтобы исключить все возможности случайности, то такое доказательство было бы получено. О передаче увечий часто заявляли, и даже недавно снова выдвинули этот вопрос, но при тщательном изучении все предполагаемые случаи были опровергнуты. Я думаю, что могу здесь безопасно опустить все дальнейшие ссылки на доказательства, основанные на переданных увечьях, тем более что Дедерляйн^[281] уже самым убедительным образом опроверг аргумент, полученный от бесхвостых кошек, которые были так триумфально представлены на последнем собрании Ассоциации немецких натуралистов^[282].

Теперь я перехожу к реальной теме этой статьи — предполагаемым ботаническим доказательствам передачи приобретенных изменений. Ботаник Детмер недавно выдвинул на первый план определенные явления в физиологии растений^[283] в качестве подтверждения передачи таких изменений, и хотя я не верю, что они выдержат такую интерпретацию, обсуждение их, возможно, будет полезным. Я даже склонен думать, что эти и несколько других явлений в физиологии растений, которых я также коснусь, с большой вероятностью прольют новый свет на весь вопрос, который так часто понимался неправильно. Я бы предпочел оставить это обсуждение ботанику, но я не знаю, встретят ли мои взгляды какую-либо поддержку со стороны последователей этого предмета, и поэтому я должен попытаться обсудить это сам. И, возможно, это окажет некоторую помощь в прояснении вопроса для того, кто непривык к обычным ботаническим взглядам и более знаком с другими разделами биологических знаний, если рассмотреть факты, выявленные современной ботаникой, с общей точки зрения. Конечно, я не буду пытаться подвергать сомнению ни достоверность наблюдений, ни даже точность, с которой были интерпретированы факты. Я буду иметь дело только с выводами, которые могут быть сделаны из фактов, и я не думаю, что такая критика

является абсолютно необходимой со стороны ботаника. Вопросы общебиологического значения, такие как наследственность, не могут быть полностью решены в рамках одной области зоологических или ботанических фактов. И ботаники, и зоологи должны придавать должное значение фактам провинции, которая им не принадлежит, и должны видеть, могут ли взгляды, которые они в основном приобрели в одной провинции, быть применены к другой, или же в последней происходят явления, которые противоречат их ранее сформированным взглядам и которые заставляют их отказаться от них или изменить их.

Детмер начинает с приведения определенных фактов, которые, по его мнению, доказывают, что довольно важные изменения в организме могут быть непосредственно вызваны внешними воздействиями. Он придерживается мнения, что я недооцениваю весомость этих влияний и что я несерьезно отношусь к изменениям, которые таким образом могут возникнуть в жизни отдельного человека. Но очевидно, что для вопроса о передаче приобретенных признаков не имеет значения, больше или меньше изменения, непосредственно вызванные внешними воздействиями насому индивидуума: единственный вопрос заключается в том, могут ли они передаваться. Если бы они могли передаваться, то мельчайшие изменения могли бы быть увеличены путем суммирования в течение поколений в символы наивысшей степени важности. Именно таким образом Ламарк и Дарвин предположили, что организм трансформируется под воздействием внешних воздействий. Поэтому интересно посмотреть, что Детмер считает изменением, которое было произведено непосредственно. Таким образом, мы можем получить очень четкое представление о различии во взглядах, которое вызвано различными сферами опыта, принадлежащими ботанике и зоологии. Будет полезно получить четкое представление о различиях, которые таким образом возникают.

Детмер сначала ссылается на дорсо-вентральное строение побегов *Thuja occidentalis*, проявляющееся главным образом в том факте, что верхние стороны этих побегов содержат зеленые частокколообразные клетки, в то время как нижние стороны, которые отвернуты от света, обладают зелеными сфероидальными (изодиаметрическими) клетками. Если ветви *туи* перевернуть вверх ногами и зафиксировать в этом положении до образования новых побегов, то обнаруживается, что анатомическое строение последних при развитии меняется на противоположное. Сторона побега, которой было суждено стать нижней стороной, но которая была искусственно вынуждена стать верхней стороной, приобретает структуру верхней стороны и развивает характерную частокколообразную паренхиму; а с другой стороны, нижняя сторона, которая должна была стать верхней стороной, развивает губчатую паренхиму, характерную для нижней стороны. Исходя из этих фактов, Детмер приходит к выводу, что дорсо-вентральная структура побегов *туи* возникла в результате постоянного действия внешней силы и что свет следует рассматривать как причину структурных изменений.

Но такой вывод, очевидно, зависит от путаницы идей. Никто не усомнится в том, что свет был стимулом, который привел к изменению структур в побеге, но это совсем другое дело, чем утверждение, что это была причина, которая придала побегу *туи* способность образовывать частоккол и губчатую паренхиму. Когда явление возникает только при определенных условиях, из этого не следует, что эти условия являются причиной явления. Определенная температура необходима для развития птицы в яйце, но, конечно, никто не будет утверждать, что температура является причиной способности к такому развитию. Очевидно, что яйцеклетка приобрела способность производить птицу главным образом в результате длительного филогенетического процесса развития, который привел к такой химической и физической структуре

яйцеклетки и оплодотворяющего сперматозоида, что после их соединения и развития должна получиться птица, и только птица определенного вида. Но, конечно, для того, чтобы такое развитие могло иметь место, должны быть выполнены определенные условия; и одним из таких условий развития является определенная температура. Таким образом, мы можем кратко сказать, что физическая природа яйца является причиной его развития в птицу, и мы можем аналогичным образом утверждать, что физическая природа побега *туи*, а не влияние света, является причиной развития тканей, характерных для данного вида. В развитии такого побега свет играет точно такую же роль, какую играет температура в развитии птицы: это одно из условий развития.

Тем не менее, разница между этими двумя случаями заключается в том, что побег *туи* обладает возможностью развития двумя различными способами вместо только одного. Верхняя сторона побега может принимать структуру нижней стороны *инаоборот*, и это изменение структуры зависит от того, каким образом свет падает на побег. Но даже если свет вызывает изменение структуры, дает ли это нам право предполагать, что сама структура также является прямым следствием влияния света? Я не вижу причин отвергать предположение, что физическая природа части растения может быть такова, что та или иная структура может образовываться в зависимости от преобладания тех или иных условий развития. Таким образом, при более сильном освещении развивается структура верхней стороны побега; при более слабом освещении - структура нижней стороны. Но эта физическая природа бутона *туи* зависит, подобно природе птичьего яйца, от его филогенетической истории, как мы должны предположить, и в случае с зародышами, вызывающими все индивидуальные развития. Поэтому совершенно невозможно интерпретировать изменение структуры побега *туи* как результат модификации, вызванной прямым влиянием внешних условий. Это пример двойной адаптации — один из тех случаев, когда специфическая природа зародыша, организма или части организма обладает таким строением, что он по-разному реагирует на воздействие различных раздражителей. Совершенно аналогичный пример обращения вспять наблюдается у вьющихся побегов плюща и описан в лекциях Сакса по физиологии растений. Такие побеги дают листья только со стороны, обращенной к свету, и корни (которые используются при лазании) только с противоположной стороны. Однако, если изменить положение растения таким образом, чтобы сторона, несущая корни, была обращена к свету, в то время как сторона, покрытая листьями, затенена, произойдет обратное изменение, так что с этого времени у первого образуются только листья, а у второго - ничего, кроме корней. Другими словами, побег плюща реагирует при сильном освещении образованием листьев, а при слабом - образованием корней, подобно тому, как лакмусовая бумага становится красной при воздействии кислоты и синей при воздействии щелочи. Физическая природа побега плюща присутствовала до создания любой структуры и была обусловлена действием самого света не больше, чем физическая природа лакмусовой бумаги обусловлена действием кислоты или щелочи. Но это вполне согласуется с обладанием физической природой, которая по-разному реагирует на два разных условия, создаваемых светом и тенью.

Никому не придет в голову выдвигать изменения в окраске зеленой лягушки (*Hyla*) в качестве доказательства силы прямых воздействий, вызывающих структурные изменения в организме животного. Лягушка светло-зеленая, когда она отдыхает на зеленых листьях, но становится темно-коричневой или почти черной, когда ее переносят в темное окружение. Это очевидный пример адаптации, поскольку изменения цвета лягушки зависят от сложного рефлекторного механизма. Изменения в форме хроматофоров кожи вызываются не прямым воздействием

различных лучей света на поверхность тела, а следствием действия этих лучей на сетчатку. Слепые лягушки не реагируют на изменение освещенности. Следовательно, невозможно, чтобы кто-либо мог утверждать, что кожа лягушки приобрела свой зеленый цвет как прямой результат зеленого света, отраженного от ее обычного окружения. Следует признать, что в этом и во всех подобных случаях есть только одно возможное объяснение, а именно. апелляция к действию естественного отбора. Могут возразить, что мы здесь имеем дело не с изменениями в ходе онтогенетического развития, следующими за наступлением тех или иных внешних условий, как в случае с *туей* и плющом, а только с различными реакциями зрелого организма. Но, тем не менее, случаи первого рода, по-видимому, присутствуют и в животном мире.

Таким образом, очень тщательные и обширные исследования Poulton^[284] по окраске определенных гусениц отчетливо показали, что некоторые виды обладают возможностью развития в двух направлениях, и что фактическое направление, выбранное особью, определяется влиянием внешних условий. Поултон окружил некоторых личинок *Geometrae* облием темных ветвей в дополнение к листьям, которыми они питались. Когда такие условия преобладали с самого начала личиночной жизни, гусеницы по мере своего развития постепенно приобретали темный цвет веток, на которых они сидели. Когда другие личинки того же вида (и во многих экспериментах, вылупившиеся из той же партии яиц) аналогичным образом подвергались воздействию зеленых листьев того же пищевого растения, они на самом деле не становились ярко-зелеными, как листья, но неизменно были гораздо светлее, чем у других личинок, в то время как многие из них приобретали коричневато-зеленый оттенок. Личинки *Smerinthus ocellatus*^[285] также обладают способностью принимать различные оттенки зеленого и, таким образом, в некоторой степени приближаться к зеленому цвету растения, на котором им довелось жить. Совершенно невозможно объяснить филетическое развитие зеленой окраски этих и других гусениц прямым воздействием на кожу зеленого света, отраженного от листьев, на которых они сидят. Невозможность такого эффекта была давно отмечена Дарвином, а также вытекала из моих собственных исследований. Здесь, как и в других случаях, единственно возможное решение дает естественный отбор. Окраска гусениц постепенно все более и более идеально приспособлялась к цвету листьев — и часто к конкретной стороне листьев, на которой отдыхают эти животные, — не под прямым воздействием отраженного света, а в результате отбора тех особей, которые были лучше всего защищены. Эксперименты Поултона, процитированные выше, доказывают, что определенные виды, встречающиеся на разных растениях с разной окраской (или даже в некоторых случаях на по-разному окрашенных частях одного и того же растения), представляют для нас дополнительную сложность в процессе адаптации, поскольку каждая особь приобрела способность принимать более светлую или темную окраску^[286]. Свет, падающий на отдельную гусеницу в процессе ее роста, определяет, будет ли получена более светлая или более темная окраска. Таким образом, здесь мы имеем случай, в точности параллельный случаю с побегом *туи*, у которого частокол, или губчатая паренхима, развивается в соответствии с положением, в котором закреплен побег.

Насколько возможно при нынешнем состоянии наших знаний высказать какое-либо мнение о происхождении пола у обоеполых животных, можно предположить, что эта проблема также поддается по существу аналогичному решению. Каждая зародышевая клетка может обладать возможностью развития в любом из двух направлений, одно из которых приводит к появлению особи мужского пола, а другое - женского, в то время как решение о том, какая из двух возможных альтернатив действительно будет принята, может зависеть от внешних условий. Мы

должны, однако, включить в число внешних обстоятельств все, что не является зародышевой плазмой. Более того, это объяснение ни в коем случае не является достоверным, и я упоминаю его только как пример, который, если мы предположим, что он верен, дополнительно иллюстрирует мои взгляды на феномены, представленные побегами *туи*.

Два других факта, выдвинутых Детмером в качестве доказательств преобразующей силы внешних воздействий, могут быть объяснены точно таким же образом. Этими примерами являются — тот факт, что *Tropaeolum* при выращивании на влажном воздухе образует листья с анатомическими особенностями, отличными от тех, которые образуются при выращивании растения на сухом воздухе; и различия в структуре листьев многих растений в зависимости от того, выращивались ли они соответственно на солнце или в тени. Такие различия ни в коем случае не являются доказательством прямого производства структурных изменений посредством внешних воздействий. Как такое объяснение согласуется с тем фактом, что листья во всех этих случаях изменяются весьма целенаправленным образом? Или предполагается, что эти органы с самого начала были устроены так, что они вынуждены реагировать на внешние условия путем производства полезных изменений? Любой, кто сделал бы подобное утверждение в наши дни или кто хотя бы подумал о такой возможности, доказал бы, что он совершенно несведущ в фактах органической природы и что он не имеет права претендовать на то, чтобы его выслушали по вопросу о преобразовании видов. Самая первая необходимость в любом научном вопросе состоит в том, чтобы ознакомиться с тем, что было высказано по этому вопросу. И часто было показано, что целые группы полезных признаков ни при какой возможности не могли возникнуть в результате прямого действия внешних воздействий. Если гусеница, которая прячется днем в щелях коры, имеет тот же цвет, что и последняя, в то время как другие гусеницы, которые отдыхают на листьях, имеют зеленый цвет, эти факты нельзя объяснить как результаты прямого влияния коры и листьев. И было бы еще менее возможным объяснить на основе того же принципа все детали маркировки и окраса, благодаря которым эти животные получают еще большую защиту. Если верхняя сторона верхних крыльев некоторых мотыльков серая, как камень, на котором они отдыхают днем, в то время как у бабочек нижняя сторона обоих крыльев, которые обнажены во время отдыха, имеет аналогичную защитную окраску, эти факты не могут быть обусловлены прямым влиянием окружающей среды, на которую они похожи, но, если они возникли каким-либо естественным образом, они должны быть косвенно вызваны окружающей средой. Можно обоснованно сетовать, когда приходится снова и снова повторять эти элементы знания и мышления о причинах трансформации!

Любой, кто помнит эти вещи и осознает бесчисленное количество целеустремленных характеров, которые никак не могут зависеть от таких прямых влияний, будет очень осторожен, отдавая предпочтение любому отдельному случаю, который на первый взгляд кажется прямым следствием внешних условий. Если бы Детмер был настолько осторожен, он вряд ли написал бы следующее предложение в качестве резюме физиологических экспериментов на растениях, о которых уже упоминалось: 'В определенных случаях, как мы видели, возможно искусственно изменять анатомическую структуру определенных частей растений. В таких случаях связь между структурой и внешними воздействиями, несомненно, ясна: последние действуют как причина; анатомическое строение членов растения является следствием этой причины.' Немного больше логики помешало бы автору высказать такое мнение, поскольку, как уже было показано, оно основано на путанице между истинной причиной явления и одним из условий, необходимых для его возникновения. С таким же успехом мы могли бы рассматривать явления *геотропизма*, *гидротропизма* и *гелиотропизма*, которые были установлены и

исследованы столь блестящим образом современными физиологами растений, как прямые результаты притяжения земли, воды и света; и не исключено, что некоторые ботаники даже склонны делать это предположение. И все же совершенно легко показать, что этого не может быть. Под геотропизмом мы подразумеваем способность частей растения расти вдоль линий, образующих определенные углы с направлением притяжения земли. Например, главный корень растет параллельно притяжению земли, а именно. по направлению к центру земли и описывается как положительно геотропный; и наоборот, главный побег растет вдоль той же линии, но в противоположном направлении, и он отрицательно геотропен. Но геотропизм не является примитивным признаком растения, и он даже сейчас отсутствует у тех растений, которые, как и многие водоросли, не имеют определенного положения. Геотропизм не мог возникнуть до того, как растения впервые закрепились на земле. Если бы кто-нибудь предположил, что прямое влияние силы тяжести, продолжавшееся на протяжении бесчисленных поколений, в конце концов придало корню способность расти в геотропическом направлении, как можно было бы объяснить тот факт, что побег, подвергшийся точно такому же влиянию, приобрел способность расти в прямо противоположном направлении? Характерные различия между корнем и побегом не могли проявиться до тех пор, пока растение не закрепились в земле, и как мы можем представить, что одно и то же влияние силы тяжести с тех пор непосредственно привело к двум противоположным результатам положительного и отрицательного геотропизма в двух структурах, которые изначально были по существу схожи? Следует также помнить, что только главный корень проявляет истинно положительный геотропизм. Боковые корни образуют углы с основным корнем и поэтому не растут к центру земли; то же самое верно и для боковых побегов, которые растут косо, а не перпендикулярно вверх, как главный побег. Более того, углы, которые боковые корни образуют с основным корнем, а боковые побеги - с основным побегом, у разных видов совершенно разные. Как возможно, что все эти различные способы реакции, наблюдаемые в разных частях растений, могут быть прямыми результатами действия одной и той же внешней силы? Совершенно очевидно, что все это случаи адаптации. Главный корень приобрел способность расти перпендикулярно вниз под действием силы тяжести не потому, что эта сила действовала на него на протяжении бесчисленных поколений, а потому, что такое направление для такой части было наиболее полезным для растения. Следовательно, естественный отбор наделил корень способностью реагировать на воздействие силы тяжести путем роста в направлении, параллельном этой силе. Для главного побега противоположная реакция была наиболее полезной и была установлена естественным отбором, в то время как еще одна реакция была аналогично установлена для боковых корней и еще одна для боковых побегов.

Каждая часть растения получила свой особый способ реагирования на воздействие силы тяжести, потому что это было полезно для всего растения в целом, поскольку положение различных его частей относительно друг друга и почвы стало таким образом фиксированным и регулируемым. Эти способы реакции стали различными у разных видов, потому что условия жизни, характерные для каждого из них, требуют особых приспособлений.

Тот же аргумент справедлив и в отношении гелиотропизма. Способность расти навстречу свету, которой обладают зеленые побеги, не может быть примитивным свойством растения: она, должно быть, возникла вторично. Если бы это был существенный и изначальный признак, он не мог бы быть изменен в определенных частях растения; но корни отрицательно гелиотропны, поскольку растут вдали от света. Есть также побеги, такие как вьющиеся побеги плюща, которые также обладают отрицательной гелиотропией. Всякий раз, когда гелиотропная сила в побегах

таким образом меняется на противоположную, изменение носит полезный характер. Таким образом, побеги плюща приобретают способность плотно прилегать к перпендикулярной стене или к некоторой горизонтальной плоскости^[287]. В этом случае, однако, отрицательно гелиотропен только побег, его листья поворачиваются к свету; и то же самое верно для цветonoсных побегов, которые не поднимаются. Все это явно является адаптацией, а не результатом прямого влияния. Свет обеспечивает только стимул, который вызывает характерную реакцию каждой части растения, но причина каждой специфической реакции кроется в специфической природе самой части, которая была произведена не светом, а, как мы полагаем, процессами естественного отбора. Если это объяснение не учитывает факты, мы можем с таким же успехом отказаться от всех попыток понять полезные механизмы в организмах.

Сакс использовал термин *анизотропизм*, чтобы выразить тот факт, что различные органы растения принимают самые разные направления роста под влиянием одних и тех же сил. Он также утверждает, что анизотропизм является одной из наиболее общих характеристик организации растений и что совершенно невозможно составить какое-либо представление о том, как бы выглядели растения или как они могли бы жить, если бы их различные органы не были анизотропными. Поскольку анизотропизм - это не что иное, как выражение различных видов восприимчивости к действию силы тяжести, света и т. Д., Очевидно, что конфигурация растения должна быть обусловлена такой специфической восприимчивостью.

Однако эти специфические предрасположенности не могли быть вызваны прямым воздействием различных внешних воздействий (как было показано выше), и единственное другое возможное объяснение состоит в том, чтобы признать их адаптациями и допустить, что они возникли в результате воздействия естественного отбора на общую изменчивость организации растений.

Какими бы простыми ни были эти выводы, я не смог встретить их ни в одной из работ ботаников, и они, возможно, могут оказаться полезными, помогая поколебать смутно ощущаемое мнение о том, что признаки растений следует относить главным образом к прямому действию внешних воздействий.

Во всяком случае, нельзя утверждать, что явления анизотропии подтверждают упомянутое выше мнение; и простое утверждение о высокой вероятности возникновения наследственных признаков в результате внешних воздействий является не более чем выражением необоснованного индивидуального мнения. Примечательно, что Детмер делает такое утверждение в результате своего обсуждения перевернутого побегатуи т. Д., Поскольку даже если мы признаем, что дорсо-вентральное строение побега является — как считает Детмер — прямым и первичным результатом действия света, эксперимент с перевернутым побегом доказал бы, что никакая часть этого эффекта не стала наследственной. Хотя верхняя сторона побега вырабатывала частокколообразную паренхиму под воздействием света на протяжении тысяч поколений, тем не менее нет тенденции к установлению какого-либо наследственного эффекта, поскольку, как только верхняя сторона растущего побега искусственно преобразуется в нижнюю сторону, его нормальная структура сразу же утрачивается. Следовательно, эксперимент Детмера, далекий от какой-либо поддержки предположения о том, что приобретенные символы могут передаваться, скорее опровергает это мнение.

Я думаю, что достаточно показал, что упрек Детмера в том, что я недооценил воздействие внешних воздействий на организм, может быть справедливо направлен против его автора. Если мы можем поверить, что каждое структурное устройство растений, зависящее от определенных внешних условий, было вызвано в филетическом смысле этими последними, становится очень легко объяснить трансформацию видов; но, принимая такое объяснение, мы строим без всякого основания, поскольку еще предстоит доказать, что приобретенные признаки могут передаваться.

В качестве дальнейшего опровержения моих взглядов Детмер приводит так называемые феномены корреляции у растений, и он считает, что эти примеры помогают нам понять, как приобретенные изменения тела (*сомы*) растения могут также влиять на половые клетки. Если обрезать верхушечный побег молодой ели, один из боковых побегов мутовки, следующий ниже среза, поднимается и становится верхушечным побегом: это предполагает не только ортотропный рост такого побега, но и способ его ветвления. Само по себе это явление хорошо известно, и я часто наблюдал его сам в своем саду, не проводя никаких ботанических экспериментов; ибо этот эксперимент нередко проводится самой природой, когда верхушечный побег уничтожается насекомыми (например, желчегонным *чермесом*). Превращение бокового побега в верхушечный происходит здесь вследствие потери истинного верхушечного побега и, следовательно, действительно зависит от него. Единственная трудность состоит в том, чтобы понять, как эти и многие другие родственные явления можно рассматривать как доказательство передачи приобретенных признаков. То, что между частями организма существует корреляция, что соответствующие изменения не только обычны, но почти всегда сопровождают какое-то первичное изменение, было прекрасно известно со времен Дарвина, и я не знаю, чтобы это кем-либо оспаривалось. Я также полагаю, что вряд ли кто-то стал бы утверждать, что корреляция не может влиять на репродуктивные органы. Но это очень далеко от признания того, что в зародышевых клетках могут происходить такие изменения, которые были бы необходимы для передачи приобретенных признаков. Чтобы произошла такая передача, было бы необходимо, чтобы зародышевая плазма (носитель наследственных тенденций) претерпела трансформацию, соответствующую той, которая вызвана внешними воздействиями; — такую трансформацию, которая заставила бы будущий организм спонтанно развить изменения, подобные тем, которые приобрел его родитель. Но поскольку зародышевая плазма не является организмом в смысле микроскопического подобия, которому нужно только увеличиться в размерах, чтобы стать зрелым организмом, очевидно, что тенденции развития должны существовать в специфической молекулярной структуре и, возможно, также в химическом составе самой зародышевой плазмы. Отсюда следует, что изменения в зародышевой плазме, которые потребовались бы для передачи приобретенного признака, должны иметь совершенно иную природу, чем само изменение, происходящее в организме родительского растения; и все же предполагается, что первое вызывается последним в результате корреляции. Я проиллюстрирую это на примере. Предположим, что влияние климата заставило растение изменить форму своих листьев с яйцевидной на лопастную: теперь такое изменение не могло быть перенесено на зародышевую плазму в пыльце и семяпочках, как на что-либо похожее на листья или форму листьев; поскольку таких специализированных морфологических признаков в зародышевой плазме не существует. Единственное, что могло бы произойти, — это изменения в его молекулярной структуре, которые не имеют никакого сходства с теми изменениями, которые подразумеваются прямым изменением формы листа у родительского растения. Любой, кто ясно осознает эту трудность,

будет колебаться, допуская возможность передачи приобретенных признаков, потому что возможно, что на половые клетки могут воздействовать соответствующие влияния. Если изменение формы листа вообще оказывает какое-либо влияние на зародышевую плазму, то почему оно должно вызывать соответствующее (в вышеупомянутом смысле) изменение в ее молекулярной структуре? Почему бы ему не произвести какое-нибудь другое изменение из огромного числа возможных? В структуре зародышевой плазмы должно быть столько возможных изменений, сколько возможных вариаций в каждой части растения, которая из нее возникает. Почему же тогда всегда должно происходить соответствующее изменение — изменение, которого никогда ранее не было во всем филетическом развитии органического мира; ведь растение с новейшей модификацией могло никогда раньше не существовать? Возникновение определенного изменения из бесчисленных возможных изменений было бы примерно таким же вероятным, как если бы одна из ста тысяч булавок, выброшенных из окна, балансировала на своем острие, когда достигала земли. Это предположение едва ли заслуживает того, чтобы называться научной гипотезой, и все же его должны делать все, кто принимает передачу приобретенных признаков, — если только они не принимают гипотезу пангенезиса, которая столь же невероятна и которую даже Дарвин рассматривал не как реальное, а только как формальное объяснение.

Детмер также сильно ошибается, когда говорит, что я отказываюсь признавать передачу приобретенных признаков, потому что я предубежден в пользу своей доктрины непрерывности зародышевой плазмы. Эта доктрина либо правильна, либо ошибочна, и среднего пути нет: в этой степени я вполне допускаю, что я предвзят. Но вопрос о том, могут ли приобретенные признаки быть запечатлены в зародыше и, таким образом, переданы, никоим образом не был бы решен таким образом; ибо даже если мы допустим, что зародышевая плазма не является непрерывной от одного поколения к другому, но что она должна вырабатываться заново у каждого индивидуума, это ни в коем случае не обязательно означает, что она потенциально может воспринять и сохранить каждое изменение, произведенное в каждой части индивидуума и в любое время его жизни. Мне кажется, что проблема передачи или непередачи приобретенных признаков остается, независимо от того, будет ли принята или отвергнута теория непрерывности зародышевой плазмы.

Теперь я перейду к рассмотрению последней группы явлений, которые Детмер выдвигает в пользу передачи приобретенных признаков. Он обвиняет меня в том, что при обсуждении проблемы наследственности я не принял во внимание очень важные факты, которые известны о странных явлениях "последствия" у растений. Среди этих "побочных эффектов" можно выделить следующие.

Если сильнорослые растения подсолнуха, выращенные на открытом воздухе, срезать близко к земле и перенести в полную темноту, исследование трубки, прикрепленной к срезанной поверхности стебля, покажет, что сокодвигание происходит неравномерно, а подвергается периодическим колебаниям, наиболее сильным во второй половине дня и наиболее слабым ранним утром. Причина такой ежедневной периодичности в выделении сока зависит от периодических изменений, вызванных освещением, которому подвергалось растение при выращивании в нормальных условиях. При аналогичной обработке растений, которые с самого начала выращивались в темноте, сокодвигание не имеет такой периодичности.

Другой пример заключается в следующем: — хорошо известно, что темнота ускоряет, в то время как свет замедляет рост растений, и поэтому растения обычно растут сильнее ночью, чем днем. Если теперь растения переносят с открытого воздуха в постоянную темноту, периодичность их роста исчезает не сразу, а часто сохраняется в течение длительного времени как явление последствия.

Раскрытие и смыкание листьев *мимозы пудической* также периодически происходит в естественных условиях, листья закрываются с наступлением сумерек в результате изменения стимула, создаваемого светом. Также и в этом случае, когда растения переносят в постоянную темноту, периодичность движения листьев сохраняется в течение нескольких дней.

Все это, безусловно, очень интересно и доказывает, что периодические раздражители вызывают периодические процессы в растении, которые не прекращаются сразу после отмены раздражителя, а становятся однородными постепенно и по прошествии значительного времени. Но я, безусловно, претендую на право спросить, какая связь существует между этими фактами и передачей приобретенных характеров. Все эти особенности, вызванные внешними воздействиями, остаются ограниченными индивидом, у которого они возникли; большинство из них исчезают сравнительно скоро и задолго до смерти индивида. Не известно ни одного примера передачи такой особенности. Хотя последующие поколения подсолнухов на протяжении тысячелетий подвергались ежедневной смене света и темноты, периодичность в выделении сока не стала наследственной и вообще не имеет места у растений, которые всегда содержались в темноте. Детмер специально сообщает нам, что мы можем даже изменить периоды раскрытия и смыкания листьев у *Mimosa pudica*, если будем держать их в темноте в течение дня, но выставлять на свет ночью; эксперимент, который провел Пфедфер. Здесь мы снова видим доказательство того, что влияния, которые воздействовали на бесчисленные поколения, не оставили никакого впечатления на зародышевую плазму.

Сам Детмер признает это, когда говорит, что последствия наблюдаются только в течение жизни индивида, но, тем не менее, добавляет, что в течение многих лет был убежден, что явления наследственности и последствия различаются по степени, а не по характеру. Он даже заходит так далеко, что утверждает, что, несмотря на очевидную непередачу последствий, сходство между природой этих двух классов явлений не может ускользнуть от разумного наблюдателя.

Мне кажется, что этот вопрос требует внимания не столько наблюдателя (поскольку наблюдения уже были сделаны), сколько мыслителя. Неверно рассуждать о том, что последствия и наследственность идентичны по своей природе, исходя из того факта, что определенные периодические воздействия, действующие на отдельного индивида, запускают периодические физиологические процессы, которые продолжаются некоторое время после прекращения действия влияний. С таким же успехом мы могли бы утверждать, что колебания маятника, которые продолжаются как последствия приведения маятника в движение, имеют идентичную природу с процессом наследственности. Все эти явления действительно имеют вот что общего: — причина, которая действовала когда-то в прошлом, но которая больше не видна в момент появления явления. Но на этом сходство заканчивается, и предполагаемая идентичность в природе просто зависит от диких предположений. Одно различие очень очевидно, поскольку явления последствия постепенно прекращаются после прекращения действия стимула, точно так же, как колебания маятника, в то время как явления

наследственности продолжают без какого-либо перерыва. Что касается наследственности, то физиологические процессы последствия неотличимы ни от одного из других хорошо известных приобретенных признаков, которые распознаются как морфологические изменения. Последствия не передаются, и по сравнению с этим фактом мало значения можно придать использованию Детмером расплывчатых аналогий, которые хотели бы заключить, что наследственность - это всего лишь последствие процессов, запущенных в родительском организме.

В конце своей статьи Детмер применяет идеи, которые он почерпнул из рассмотрения последствия, к определенным явлениям в нормальной жизни растений. Он предполагает, что периодическая смена листьев на деревьях и кустарниках, возможно, была вызвана прямым воздействием климата. Если осенью срезать ветви с зимними почками и поместить их в теплицу, опустив срезанные концы в воду, почки развиваются не сразу, и часто могут пройти месяцы, прежде чем они начнут распускаться. Он утверждает, что этот эксперимент доказывает, что годовая периодичность растения больше не зависит напрямую от внешних воздействий; эти последние вызвали периодичность в какое-то более раннее время, но она постепенно закрепилась в организме в результате последствия и наследственности (!), так что теперь ее исчезновения не происходит, когда стимул отменен, и изменения будут происходить только очень постепенно под влиянием изменившихся климатических условий. Он считает, что этодоказывается тем фактом, что наша вишня стала вечнозеленым растением на Цейлоне.

Таково мнение Детмера, и каждый согласится с ним, полагая, что периодическая смена листьев в странах с умеренным климатом была вызвана повторяющимсячередованием лета и зимы. Это, безусловно, так, и не подлежит сомнению, что характер закрепился в результате наследственности. Где, однако, доказательство того, что этот наследственный характер был выработан прямым влиянием климата? Какое право имеем мы рассматривать наследственное проявление признака как последствие прямого влияния, оказанного изменениями температуры на предыдущие поколения? Такое мнение мало подтверждается ранее описанными экспериментами с последствиями, которые показали, что эти явления никогда не передавались по наследству.

Мне кажется, что в этой смене листьев и сопровождающих ее явлениях есть определенные моменты, которые отчетливо указывают на то, что действовал естественный отбор. Может ли Детмер представить, что коричневые чешуйки, образующие характерный защитный покров зимних почек, образовались в результате прямого воздействия холода? Если, однако, особое строение этих почек следует отнести к специфическому строению особи, а не к прямому воздействию климата, было бы настолько невероятным, чтобы их физиологическая особенность, заключающаяся в том, что они находятся в состоянии покоя в течение нескольких месяцев, развилась одновременно со строением в результате действия естественного отбора? И если это объяснение верно, мы можем сразу понять, почему признак стал наследственным, поскольку естественный отбор воздействует на вариации зародышевой плазмы, и они передаются от одного поколения к другому вместе с самой зародышевой плазмой.

Но Детмер пытается сделать обратный вывод, и он утверждает, что наследственная смена листьев была прекращена под длительным воздействием изменившихся климатических условий; но это мнение основано на единственном примере изменения габитуса европейской

вишни на Цейлоне. Если бы было доказано, что наша вишня, выращенная из семян на Цейлоне и размножаемая семенами в течение нескольких поколений, стала вечнозеленой постепенно, а не внезапно в первом поколении: если бы при таких обстоятельствах она сохранила листья осенью и перестала давать спящие зимние почки, — тогда действительно передача приобретенных признаков вряд ли могла бы вызывать сомнения. Я не ботаник, но полагаю, что прав, предполагая, что дикая вишня размножается семенами, в то время как съедобная домашняя вишня размножается прививкой. Однако прививки являются частями *сомы* ранее существовавшего дерева, и поэтому при этом методе размножения нас интересует не последовательность поколений, а последовательное распространение одной и той же особи по многим дикорастущим подвоям. Но никто не усомнится в том, что один и тот же индивид может постепенно изменяться в течение своей жизни под прямым действием внешних воздействий. Действительно сомнительный момент заключается в том, могут ли такие изменения передаваться через зародышевые клетки. Если, как я предполагаю, англичане на Цейлоне не любят есть дику вишню, а предпочитают культурные сорта, то из этого следует, что ветви, которые приносят плоды на этом острове, ни разу с момента их завоза не развились из зародышевых клеток, и ничто не мешает им постепенно изменять свои анатомические и физиологические характеристики вследствие прямого влияния климата.

Следовательно, пример, который Детмер считает явно убедительным, вряд ли может быть принят в поддержку такого далеко идущего предположения, как передача приобретенных признаков.

Следовательно, ясно, что ни один из фактов, приведенных Детмером, на самом деле не дает тех доказательств, которые, по его мнению, они предлагают. Но другой ботаник, профессор Хоффман из Марбурга, хорошо известный своими продолжительными экспериментами по вариации, недавно привлек внимание к некоторым другим ботаническим фактам в поддержку передачи приобретенных признаков. Эти факты действительно убедительны, если мы согласимся с использованием автором термина "приобретенные", но обнаружится, что они едва ли приводят к каким-либо изменениям в состоянии существующего мнения по этому вопросу.

В короткой заметке, датированной 1 января 1888 г., автор сообщил в этот журнал ("Biologisches Centralblatt") утверждение о том, что изменения в структуре цветов, вызванные плохим питанием, могут быть в большей или меньшей степени наследственными^[288].

Более подробный отчет об экспериментах можно найти в нескольких номерах "Botanische Zeitung", и автор выражает свои окончательные результаты в следующих словах (см. Бот. Zeit. 1887, стр. 773): "Эти эксперименты с уверенностью доказывают (1), что недостаточное питание может вызвать значительные морфологические изменения (а именно. качественные вариации), которые в первую очередь приобретаются половым аппаратом цветка, (2) что "переходные" признаки (по Вейсману), приобретенные индивидуумом, могут передаваться^[289]."

Данные, на которых Хоффман основывает свои заключения, представляют собой определенные эксперименты, проведенные на различных растениях с целью определить условия жизни, при которых аномальные цветки или любые другие вариации встречаются наиболее часто: короче говоря, решить, насколько вариации вызваны изменением условий.

Очевидно, что внимание автора поначалу не было направлено на вопрос о передаче приобретенных персонажей. Его эксперименты относятся к гораздо более древнему времени, чем нынешнее состояние и значение стоящего перед нами вопроса. Хоффман, по сути, пересмотрел свои прежние результаты с новой точки зрения, и это объясняет, почему его доказательства не всегда достаточно убедительны применительно к настоящему вопросу. Но это не имеет большого значения, поскольку у меня нет необходимости подвергать сомнению правильность его предположений.

Основные детали экспериментов, на которые он обращает внимание, заключаются в следующем.

Различные растения с обычными цветами подвергались сильно изменившимся условиям жизни на протяжении ряда поколений. Их, например, помещали в маленькие горшки. В этих условиях растения, конечно, плохо питались, и в течение нескольких поколений несколько видов производили различную долю аномальных, а именно махровых цветков. Это, однако, было не всегда так, поскольку такие цветы не появлялись у *Маттиолы однолетней* и *гелиантеммы полифоллиумной*. У других видов, таких как *нигелла дамасская*, *папавер альпийский* и *тагетес патула*, они появлялись и часто увеличивались в численности в течение поколений, хотя это не было постоянным результатом. Например, четыре последовательных поколения *чернушки дамасской* при тщательном посеве дали следующие результаты:—

1883.	Нет махровых цветков.	
1884.	Нет махровых цветков.	
1885.	23 типичных цветка:	6 махровых цветков.
1886.	10 типичных цветков:	1 махровый цветок.

Но не всегда было так, чтобы махровые цветки продолжали появляться после того, как они были однажды распушены. У *Папавера альпийского*, который Хоффман культивировал в последующих поколениях с 1862 года, другие изменения в дополнение к удвоению цветков впервые появились в 1882 году, а именно. небольшая изменчивость формы листьев и большая изменчивость окраски цветков. Образованию махровых цветков, по-видимому, способствовало плохое питание, вызванное скученностью растений. Результаты по количеству махровых цветков, полученных у этого вида при тщательном посеве в 1882-1886 годах, были следующими:—

Эксперимент XI.	1881.	40	процентов. из махровых цветков.
	1882.	4	процента. махровых цветков.
	1883.	5· 3	процента. махровых цветков.
Эксперимент XVII.	1884.	13	процентов. из махровых цветков.
		.	
	1885.	0· 0	процентов. махровых цветков.
	1886.	0·	процентов. махровых цветков.

Хотя в этих и некоторых других сериях поколений махровые цветки снова исчезли в последующих поколениях, все же едва ли может быть какое-либо сомнение в том, что их первое появление было вызвано ненормальными условиями питания. На этот вывод также не влияет тот факт, что махровые цветки появились почти в тех же пропорциях в результате выращивания на обычной садовой почве. Растения, которые были переполнены в горшках, дали 2879 нормальных цветков и 256 (= 8·8%) аномальных и в основном махровых, в то время как 867 нормальных и 62 (= 7·0%) аномальных были получены на садовых клумбах. Хоффман, конечно, не признает, что такое сравнение может быть справедливым, поскольку растения на грядках были выведены из семян, которые частично были взяты из махровых цветков, и поэтому, как он полагал, находились под сильным наследственным влиянием. Но это последнее предположение не подтверждается результатами его собственных экспериментов.

Таким образом, эксперимент XVIII, проведенный на *Папавере альпийской*, описывается следующими словами: "Семена, полученные с махровыми цветками из опыта XI (1883 г.), были посеяны в горшки, и полученные растения дали в 1884-1886 годах пятьдесят три одиночных цветка и ни одного махрового".

В обратном эксперименте XIX. 'Семена отдельных цветков из разных подвоев были посеяны в горшки, и полученные в результате растения дали в 1885 и 1886 годах сорок три цветка, из которых все были типичными, кроме одного'; в то время как растения, выращенные в саду из семян из тех же источников, дали 166 одиночных и пять махровых цветков. Хоффман также описывает другие эксперименты, в которых из семян махровых цветков получались растения, которые также давали много махровых цветков. Так, например, в эксперименте XXI. семена, полученные от махровых цветков *папавера альпийского*, были посеяны в саду и дали множество растений, на которых в 1885 и 1886 годах было 284 одиночных и двадцать один махровый цветок, то есть 7 процентов. из последних.

Следовательно, будет видно, что передача аномалии никоим образом не доказана вне всяких сомнений, ибо кто может сделать выбор между последствиями, обусловленными наследственностью, и изменившимися условиями в последнем эксперименте? Однако я не сомневаюсь, что результаты в любом случае частично обусловлены действием наследственности, поскольку я не вижу, как эти явления можно иначе понять. Тем не менее, я не могу допустить передачи приобретенных признаков на основании этого свидетельства, поскольку появившиеся изменения не являются 'приобретенными' в том смысле, в котором я использую этот термин, и в том смысле, которого требует общая теория эволюции. Это правда, что их можно описать с помощью этого слова: поскольку они являются признаками, которыми стало обладать растение; однако мы участвуем не в простом споре о терминах, а в обсуждении важного научного вопроса. Наша цель - решить, могут ли передаваться изменения *всоте* (теле, в противоположность зародышевым клеткам), которые были произведены прямым действием внешних воздействий, включая использование и неиспользование; могут ли они влиять на зародышевые клетки таким образом, что последние вызовут спонтанное появление соответствующих изменений в следующем поколении. Это вопрос, который требует ответа; и, как было показано выше, такой ответ определил бы, следует ли сохранить ламаркистский принцип трансформации или отказаться от него.

Я никогда не сомневался в передаче изменений, которые зависят от изменений в зародышевой плазме репродуктивных клеток, ибо я всегда утверждал, что эти изменения, и только они, должны передаваться. Если кто-то делает противоположное утверждение, он просто доказывает, что не понимает того, что я сказал по этому вопросу. Каким другим способом может быть произведена видовая трансформация, если изменения в зародышевой плазме не могут быть переданы? И как могла измениться зародышевая плазма, кроме как под действием внешних воздействий, используя эти слова в их самом широком смысле; если, конечно, мы не предположим вместе с Нагели, что изменения происходят от внутренних причин, и не представим, что филетическое развитие органического мира было запланировано в молекулярной структуре первого и простейшего организма, так что все формы жизни были вынуждены возникнуть из нее с течением времени и возникли бы при любых условиях жизни. Это результат точки зрения Нагели, с которой я боролся годами.

Если мы теперь используем термин "приобретенные признаки" для обозначения изменений в соме, которые, подобно спонтанным аномалиям, зависят от предыдущих изменений в зародышевой плазме, конечно, легко доказать, что приобретенные признаки передаются; но вряд ли это способ продвинуть науку, поскольку такое использование терминов не вызвало бы ничего, кроме путаницы^[290]. Я не знаю, чтобы кто-нибудь когда-либо сомневался в том, что спонтанные признаки, такие как лишние пальцы на руках или ногах, участки седых волос, родинки и т.д., могут передаваться по наследству. Это правда, что такие черты характера иногда называют 'приобретенными' в патологических произведениях, но Хис справедливо настаивал на том, что такого явно неточного использования термина следует избегать, чтобы предотвратить недопонимание. Если о каждом новом символе говорят, что он "приобретен", термин сразу же теряет свою научную ценность, которая заключается в ограниченном использовании. Если бы оно использовалось обычно, то означало бы не более чем слово 'новый'; но новые признаки могут возникать различными путями — путем искусственного или естественного отбора, путем спонтанных вариаций зародыша или путем прямого воздействия внешних воздействий на организм, включая использование и неиспользование частей. Если мы предположим, что эти последние признаки передаются, становится необходимым дальнейшее 'допущение сложных отношений между органами и сущностной субстанцией зародыша' (His), в то время как передача других видов признаков не сопряжена с какими-либо теоретическими трудностями. Следовательно, очевидно, что между этими двумя группами признаков существует большая разница в том, что касается наследственности, совершенно независимо от вопроса о том, действительно ли передаются приобретенные признаки. В любом случае необходимо иметь четкие термины, которые не могут быть неправильно поняты. Его^[291] предложил называть те признаки, которые обусловлены отбором, "изменениями, произведенными селекцией" ("erzüchtete Abänderungen"), те, которые появляются спонтанно — "спонтанными изменениями" ("eingesprengte Abänderungen"), и тогда эти две группы признаков были бы противопоставлены тем, которые он называет "приобретенными изменениями" ("erworbene Abänderungen"), разумеется, используя этот термин в ограниченном смысле. Наука всегда заявляла о своем праве брать определенные выражения и применять их в особом смысле, и я не вижу причин, по которым она не должна пользоваться этим правом в случае термина 'приобретенный'. Более того, оказывается, что патологоанатомы, такие как Вирхов и Орт, не всегда использовали это слово в таком расплывчатом смысле; поскольку Вайгерт и Эрнст Циглер использовали его точно в том же смысле, в каком его использовали Дарвин, Дюбуа-Реймон, Пфлюгер, Его коллеги и многие другие, включая меня.

Безусловно, необходимо иметь два термина, которые проводят четкое различие между двумя главными группами признаков — первичными признаками, которые впервые проявляются в самом организме, и вторичными, которые обязаны своим появлением вариациям в зародыше, независимо от того, какие вариации могли возникнуть. До сих пор мы привыкли называть первые "приобретенными признаками", но мы могли бы также назвать их "*соматогенными*", потому что они вытекают из реакции *сомы* на внешние воздействия; в то время как все другие признаки можно было бы противопоставить "*бластогенным*", потому что они включают все те признаки организма, которые возникли в результате изменений в зародыше. Таким образом, мы, возможно, могли бы предотвратить возможность недопонимания. Мы утверждаем, что "*соматогенные*" признаки не могут быть переданы, или, скорее, что те, кто утверждает, что они могут быть переданы, должны представить необходимые доказательства. К *соматогенным* признакам относятся не только последствия увечий, но и изменения, которые следуют за повышением или снижением работоспособности, а также те, которые непосредственно обусловлены питанием и любыми другими внешними воздействиями, действующими на организм. К *бластогенным* признакам мы относим не только все изменения, вызванные естественным отбором, воздействующим на вариации в зародыше, но и все другие признаки, являющиеся результатом этой последней причины.

Если мы теперь хотим правильно расположить результаты Хоффмана, мы должны рассматривать их все как "*бластогенные*" признаки, поскольку ни один из них не может рассматриваться как принадлежащий к группе, о которой до сих пор в эволюционной литературе говорилось как о "приобретенных": они обусловлены *несоматогенными* а *бластогенными* изменениями. В экспериментах Хоффмана тело растения — *сома* — не подвергалось непосредственному воздействию внешних факторов, но изменения происходили в зародышевой плазме зародышевых клеток и, только после этого, *во* всех последующих поколениях.

Среди экспериментов Хоффмана нетрудно найти факты, подтверждающие это утверждение. Доказательство главным образом заключается в том факте, что ни в одном из его многочисленных экспериментов не произошло никаких изменений в первом поколении. Семена различных видов диких растений с обычными цветками выращивались в саду и в горшках (в последнем случае густо засеянных), но ни одно из растений, полученных из этих диких семян, не имело ни одного махрового цветка. Только по прошествии большего или меньшего числа поколений появилась переменная доля махровых цветков, иногда сопровождающаяся изменениями в листьях и окраске цветков. Этот факт допускает только одно толкование: изменившиеся условия сначала вызвали незначительные и неэффективные изменения в идиоплазме индивидуума, которые передались следующему поколению: в этом случае снова действовали те же причины и усилили изменения в идиоплазме, которая снова была передана по наследству. Таким образом, идиоплазма изменялась все больше и больше в течение поколений, пока, наконец, изменение не стало достаточно значительным, чтобы произвести видимый признак в развившейся из нее *семе*, такой как, например, появление махрового цветка. Теперь только идиоплазма первой онтогенетической стадии (то есть зародышевая плазма) переходит от одного поколения к другому, и, следовательно, ясно, что сама зародышевая плазма должна была постепенно изменяться условиями жизни, пока изменение не стало достаточным для того, чтобы вызвать изменения в *семе*, которые проявлялись в виде видимых признаков либо в цветке, либо в листе^[292].

В дополнение к вышеупомянутым случаям Хоффман также приводит некоторые факты несколько иного рода. Ему удалось вызвать значительные изменения в структуре корня дикой моркови (*Daucus carota*) посредством изменений в питании, связанных с выращиванием в саду. Эти изменения также оказались наследственными.

К сожалению, у меня нет под рукой литературы по этому предмету, и поэтому я не могу прочитать отчеты об этих старых экспериментах *in extenso*; но достаточно очевидно, что в данном случае мы также имеем дело с изменением, которое стало заметным только по прошествии нескольких поколений и которое, следовательно, было изменением в зародышевой плазме.

Давно известно множество экземпляров точно подобного вида, и один из них можно найти в истории садовых анютиных глазок, которые Хоффманну удалось получить из дикой формы, *Виолы трехцветной*, в течение восемнадцати лет. Дарвин некоторое время назад указал в своей работе 'Изменчивость животных и растений при одомашнивании', что в случае анютиных глазок и всех других 'улучшенных' садовых цветов дикая форма оставалась неизменной в течение многих поколений после ее переноса в сад, очевидно, не подверженная влиянию новых условий жизни. Наконец начали появляться отдельные разновидности, которые были далее развиты искусственным отбором и соответствующим скрещиванием в хорошо выраженные расы, отличающиеся своеобразной окраской, формами и т.д.

И в этих случаях изменения в зародышевой плазме являются первыми результатами новых условий, и нет никаких доказательств появления приобретенных признаков, если использовать этот термин в его ограниченном смысле.

Теперь я перехожу к последнему ботаническому факту, приведенному Гофманом в подтверждение передачи приобретенных признаков. Он утверждает, что образцы *Solidago virgaurea*, привезенные из Альп Вале, начали цвести в ботаническом саду в Гиссене в то время, которое на несколько недель отличалось от того, когда начали цвести образцы из окружающей страны, посаженные рядом с ними. Другими словами, время цветения, должно быть, было определено наследственностью у альпийского *солидаго*, поскольку внешние условия благоприятствовали бы сроку, совпадающему с периодом цветения гиссенских растений.

Какие выводы можно сделать из этих фактов? Гофман, конечно, видит в них доказательство передачи приобретенных характеров, но это предполагает, что время цветения изначально было приобретенным характером. Гофман, по-видимому, действительно придерживается этого мнения, когда он несколько туманно заявляет, что время, в которое начинается цветение, было приобретено в результате аккомодации, то есть под влиянием климата, в течение длительного ряда поколений и стало наследственным. Но что Хоффман имеет в виду под "приспособлением"? Он, по-видимому, имеет в виду то, что со времени появления работ Дарвина обычно называли адаптацией: — это целенаправленное устройство, приспособленное к определенным условиям. Большинство биологов последовали за Дарвином, полагая, что такая адаптация была вызвана процессами естественного отбора. Хоффман, по-видимому, воображает, что они возникли каким-то другим способом: возможно, он, как и Нагели, верит, что они были непосредственно вызваны внешними воздействиями.

Фиксация времени, в которое начинается цветение, является адаптацией, которую раньше можно было бы очень хорошо объяснить как прямой результат внешних условий. Вопрос, который мы должны решить, заключается в том, является ли такое объяснение верным. Мы

могли бы предположить, что более раннее наступление теплого сезона заставило бы растение развиваться быстрее. Следовательно, при переносе в более теплый климат растение сначала зацвело бы несколько раньше, привычка затем передалась бы и усиливалась в последующих поколениях под продолжающимся влиянием климата, пока не продвинулось бы настолько далеко, насколько позволяла организация растения. Но в этом объяснении, как и во многих других подобного рода, к сожалению, было забыто, что передача приобретенных признаков, которая предполагается в объяснении, является абсолютно недоказанной гипотезой. Достаточно очевидно, что, интерпретируя явление способом, который предполагает передачу приобретенных признаков, мы не можем предоставить доказательства существования такой передачи.

Мне всегда казалось, что фиксация начала цветения вместе с аналогичными физиологическими явлениями в животном мире (например, вылуплением насекомых из зимних яиц) может быть вполне удовлетворительно объяснена действием естественного отбора: и даже сейчас это объяснение кажется мне самым простым и естественным. Во Фрайбурге, где в основном выращивается виноградная лоза, урожай часто повреждается весенними заморозками, которые убивают молодые побеги, бутоны и цветы. Соответственно, теперь были посажены различные виды виноградных лоз, которые не распускают свои бутоны так рано. Всякий, кто видел, как все побеги первых были уничтожены морозами в конце апреля, в то время как вторые, не раскрыв своих почек, были пощажены, не усомнился бы, что первые, должно быть, были давно истреблены, если бы они были вынуждены бороться за существование с другими в естественных условиях. Теперь время цветения слегка колеблется у особей каждого вида растений и, следовательно, может быть изменено естественным отбором. Поэтому трудно понять, почему время цветения каждого растения не должно было быть установлено наиболее благоприятным образом для каждой среды обитания только путем естественного отбора.

Хоффманн, очевидно, не знает о фундаментальном различии между признаками, приобретаемыми в первую очередь *сомой*, и второстепенными признаками, которые возникают в результате изменений в зародышевой плазме.

Если бы автор оценил это различие, он не пытался бы укрепить свое мнение, приводя ботанические факты, относящиеся исключительно ко второму классу признаков, с перечислением определенных примеров, выбранных из животного царства (а именно, предполагаемой передачи увечий), все из которых относятся к первому классу. Я не буду обсуждать эти последние примеры, поскольку большинство из них - мои старые друзья, и все они слишком неопределенны и неточны, чтобы претендовать на научное рассмотрение.

Я полагаю, что показал, что до сих пор не было выдвинуто никаких ботанических фактов, доказывающих передачу приобретенных признаков (в ограниченном смысле), и что нет даже никаких фактов, которые делают такую передачу вероятной.

А. В.

Неаполь, Зоологическая станция,

11 января 1888 г..

Примечания к эссе VII.

275. Смотрите [второе эссе](#).

276. Consult 'Ueber die Vererbung,' Jena, 1883; 'Die Kontinuität des Keimplasmas,' Jena, 1885; 'Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung,' Jena, 1887. Эти статьи переведены как [второе](#), [четвертое](#) и [шестое](#) эссе в настоящем томе.

277. Смотрите [второе](#) эссе.

278. [См. R. Meldola в Ann. и Mag. Nat. Hist., 1878, т. i. стр. 158-161. Автор обсуждает множество случаев среди насекомых, в которых инстинкт связан с защитной структурой или окраской: он также считает, что инстинкт следует объяснять принципом естественного отбора, который объясняет другие защитные особенности. — Е. Б. П.]

279. [См. "Природа", том 36, стр. 491-507. — Е. Б. П.]

280. [См. "Факторы органической эволюции" в "Девятнадцатом веке" за апрель и май 1886 г. — Е. Б. П.]

281. Смотрите 'Биологический журнал. Центральный журнал', Bd. VII. № 23.

282. Смотрите следующее [Эссе \(VIII\)](#).

283. Detmer, 'Zum Problem der Vererbung,' Pflüger's Archiv f. Физиология, Bd. 41, (1887), стр. 203.

284. [Доктор Вейсман здесь ссылается на эксперименты с личинками *Rumia Crataegata*. Краткий отчет о результатах можно найти в Отчете Британской ассоциации в Манчестере (1887) и в 'Природе', т. 36, стр. 594. Сейчас я получил аналогичные результаты со многими другими видами (см. пер. Ent. Soc., Лондон, 1888, стр. 553); но многие результаты пока неопубликованы. — Е. Б. П.]

285. [См. Редакционные примечания Рафаэля Мелдолы в его переводе 'Исследований по теории происхождения' Вейсмана (эссе о 'Происхождении отметин гусениц', стр. 241 и 306): также Э. Б. Поултон в 'Proc. Roy. Soc.', том. xxxviii. стр. 296-314; и в 'Proc. Roy. Soc.', том xl. стр. 135. — Е. Б. П.]

286. [Профессор Мелдола впервые обратил внимание на разрозненные примеры такого рода, на которые здесь ссылается профессор Вейсман, в 1873 году: см. 'Proc. Zool. Soc.', 1873, стр. 153. Автор объясняет связь этой "изменчивой защитной окраски" с другими защитными проявлениями, и он твердо придерживается мнения, что как первое, так и второе следует объяснять действием "выживания наиболее приспособленных".

Обоснованность интерпретации доктором Вейсманом этих эффектов как обусловленных адаптацией в результате действия естественного отбора, убедительно доказывается следующими фактами. Свет, отраженный от зеленых листьев, становится стимулом для *выработки темно-коричневого пигмента* в тех случаях, когда листья составляют окружающую

среду в течение многих месяцев. При таких обстоятельствах листья, конечно, становятся коричневыми относительно рано, и таким образом обеспечивается защита на оставшийся период, хотя темный пигмент вырабатывается до изменения цвета листьев. Экземпляры этого вида видны по окраске коконов, которые прядут среди листьев некоторые личинки чешуекрылых (см. 'Proc. Ent. Soc. Lond.', 1887, стр. l, li и 1888, стр. xxviii), причем коконы того же вида при прядении на белой бумаге имеют кремово-белый цвет.

И наоборот, свет, отраженный от тех же поверхностей, служит стимулом для *удержания пигмента* в случаях, упомянутых доктором Вейсманном (личинки *R. Crataegatai* др.), во всех случаях организм остается в контакте с листьями только тогда, когда они зеленые, а именно. в то время, когда темный цвет был бы невыгоден.

Следовательно, действие одной и той же силы вызывает совершенно противоположные эффекты; природа эффекта, который фактически следует в любом случае, определяется исключительно преимуществом, предоставляемым организму. — Е. Б. П.]

287. Сравните Сакса, "Лекции по физиологии растений", переведенные Х. Маршаллом Уордом, стр. 710.

288. Сравнить биологию. Центральный блок. Bd. VII. № 21.

289. Я использовал выражение 'преходящий' ("passant") в том же смысле, что и "приобретенный", чтобы усилить вывод о том, что они просто временны и исчезают вместе с индивидом, у которого они возникают. Поскольку признаки, о которых говорит Гофман, являются наследственными, этот термин не может быть правильно применен к ним, и позже я докажу, что их нельзя рассматривать как приобретенные признаки в смысле, требуемом теорией происхождения.

290. Compare a paper by J. Orth, 'Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften,' Leipzig, 1887. Этот автор считает мою теорию о непередаче приобретенных признаков неверной, потому что он будет настаивать на использовании термина 'приобретенные' для тех признаков, которые обусловлены спонтанными изменениями в зародыше; хотя он считает, что они приобретаются лишь косвенно. Он также упрекает меня в том, что я не провел с достаточной ясностью различия между двумя способами приобретения организмом новых признаков и в полной неспособности принять во внимание класс признаков, обусловленных вариациями в зародыше. На той же странице он цитирует следующую фразу из моих трудов: "Каждое изменение самой зародышевой плазмы, как бы оно ни возникло, должно передаваться следующему поколению благодаря непрерывности зародышевой плазмы; и, следовательно, также любые изменения вosome, которые возникают из зародышевой плазмы, должны передаваться следующему поколению'. Передача "косвенно приобретенных персонажей' Орта не только обязательно следует из этого предложения, но даже отчетливо утверждается им. Я не могу понять, как кто-либо, знающий о том, что произошло на собрании Ассоциации немецких натуралистов в Страсбурге в 1885 году, может обвинять меня в путанице идей, которая воцарилась с тех пор, как Вирхов принял участие в обсуждении этого вопроса.

291. His, 'Unsere Körperform,' Leipzig, 1874, p. 58.

292. Сравните по этому поводу работу Нагели в его 'Теории воздержания'. Этот автор также приходит к выводу на основании аналогичных фактов, что внешние воздействия вызвали в

идиоплазме изменения, которые поначалу были неэффективными и которые только усиливались в течение поколений до того момента, когда они могли вызвать видимые изменения в растении. Однако он не делает дальнейшего вывода о том, что эти изменения влияют только на зародышевую плазму, поскольку он не знал о различии между зародышевой плазмой и соматоплазмой.

VIII.

ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ ПЕРЕДАЧА

УВЕЧЬЯ.

1888.

Лекция, прочитанная на заседании Ассоциации

Немецкие натуралисты в Кельне, сентябрь 1888 г.

VIII.

ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ ПЕРЕДАЧА УВЕЧИЙ.

Мы хорошо знаем, каким образом Ламарк представлял себе, что происходит постепенное преобразование видов, когда он впервые предпринял попытку проникнуть в механизм процесса эволюции и установить причины, которыми это происходит. По его мнению, изменение структуры любой части организма происходило главным образом тогда, когда рассматриваемый вид сталкивался с новыми условиями жизни и, таким образом, был вынужден приобретать новые привычки. Такие привычки вызывали повышенную или пониженную активность и, следовательно, более сильное или более слабое развитие определенных частей тела, и затем измененные части передавались потомству. Поскольку потомство продолжало жить в тех же изменившихся условиях и сохраняло измененный способ использования рассматриваемой части тела, унаследованные изменения будут увеличиваться в том же направлении в течение их жизни и будут еще больше увеличиваться в каждом последующем поколении, пока не будут произведены максимально возможные изменения.

Таким образом, Ламарк смог дать, по-видимому, удовлетворительное объяснение, во всяком случае, тем изменениям, которые заключаются в простом увеличении или уменьшении части тела; таким, например, как большая длина шеи у лебедя и других плавающих птиц, которая, как он полагал, была вызвана привычкой вытягиваться в поисках пищи на дне воды; или перепончатым лапам тех же животных, которые, как предполагалось, были вызваны привычкой

ударять по воде растопыренными пальцами и т.д. Таким образом, он также смог объяснить исчезновение части тела после того, как она перестала использоваться; как, например, дегенерация глаз животных, обитающих в пещерах или в лишенных солнца глубинах озер или морей.

Но очевидно, что такое объяснение молчаливо предполагает, что изменения, вызванные использованием или неиспользованием, могут передаваться потомству; *оно предполагает передачу приобретенных признаков.*

Ламарк сделал это предположение как нечто само собой разумеющееся, и когда полвека спустя Чарльз Дарвин, его более удачливый преемник, переосмыслил теорию органической эволюции, он также считал, что мы не можем полностью обойтись без ламарковского принципа объяснения, хотя он и добавил новый и чрезвычайно далеко идущий принцип естественного отбора. Но он, безусловно, пытался решить, действительно ли эффективен ламаркистский принцип последствий использования и неиспользования, задав себе вопрос, могут ли такие изменения, например, вызванные физическими упражнениями в течение индивидуальной жизни, передаваться потомству. Ему показалось, что многие наблюдения если и не доказывают передачу непосредственно, то все же делают ее чрезвычайно вероятной; и таким образом, он пришел к выводу, что нет достаточных оснований отрицать передачу приобретенных изменений. Следовательно, в работах Дарвина использование и неиспользование по-прежнему играют важную роль как прямые факторы трансформации, в дополнение к естественному отбору.

Дарвин был не только оригинальным гением, но и необычайно непредвзятым и осторожным исследователем. Что бы он ни высказывал в качестве своего мнения, оно было тщательно проверено и обдумано. Такое впечатление складывается у каждого, кто изучал труды Дарвина, и, возможно, это отчасти объясняет тот факт, что сомнения в правильности принятого им принципа Ламарка возникли только в последние несколько лет. Однако эти сомнения привели к решительному отрицанию предположения о том, что изменения, приобретенные организмом, могут передаваться по наследству. Я, например, откровенно признаю, что в этом отношении я долгое время находился под влиянием Дарвина и что только подход к предмету с совершенно другого направления заставил меня усомниться в передаче приобретенных признаков. В ходе дальнейших исследований я постепенно пришел к более твердому убеждению, что такой передачи на самом деле не существует.

Сомнения по этому поводу высказывал не только я, но и другие, такие как Дюбуа-Реймон и Пфлюгер. Действительно, относительно определенного класса приобретенных признаков, а именно. увечья, великий немецкий философ Кант категорически отрицал, что передача может иметь место^[293]; и в более поздние времена Вильгельм Хис выразил то же мнение^[294].

Но если передача приобретенных признаков действительно невозможна, наша теория эволюции должна претерпеть существенные изменения. Мы должны полностью отказаться от принципа Ламарка, в то время как принцип Дарвина и Уоллеса, а именно. естественный отбор, приобретет чрезвычайно возросшее значение.

Когда я впервые выразил это мнение в своем эссе "О наследственности"^[295], я был хорошо осведомлен о последствиях такой идеи. Я хорошо знал, что против любого объяснения эволюции, из которого был исключен принцип прямого преобразования вида под действием

внешних воздействий, будут воздвигнуты явно непреодолимые препятствия. Поэтому я попытался показать, что эти трудности на самом деле не являются непреодолимыми и что вполне возможно объяснить определенные явления, такие как вырождение бесполезных частей, без помощи принципа Ламарка. Более того, можно показать, что немалое количество инстинктов, а именно, все те, которые проявляются только один раз в жизни, никак не могли возникнуть в результате передаваемой практики. Этот факт делает ненужным использование принципа Ламарка для объяснения других видов инстинктов. Я не имею в виду отрицать существование явлений, для которых такое объяснение еще не найдено или, по крайней мере, не выдвинуто; но, с другой стороны, мне кажется, что никогда не было доказано, что мы не можем обойтись без принципа Ламарка при объяснении этих явлений. Во всяком случае, я не знаю ни одного факта, который мог бы заставить нас с самого начала отказаться от всякой надежды найти объяснение без помощи этой гипотезы.

Если мы в состоянии доказать, что можем обойтись без предположения о передаче приобретенных признаков при объяснении таких явлений, то, конечно, из этого никоим образом не следует, что мы *должны* обходиться без этого; или, другими словами, из этого не следует, что передача приобретенных изменений не может иметь места. Было бы так же небезопасно делать это утверждение, как относительно состояния корабля, видимого на большом расстоянии, что он движется только за счет парусов, а не за счет пара, просто потому, что движение, по-видимому, можно объяснить только парусами. Сначала мы должны попытаться показать, что на корабле нет паровой машины или, по крайней мере, что существование такой машины не может быть доказано.

Я полагаю, что могу показать, что фактическое существование передачи приобретенных символов не может быть доказано напрямую; что прямых доказательств, подтверждающих принцип Ламаркизма, нет.

Если мы спросим о фактах, которые могут быть приведены сторонниками теории передачи приобретенных признаков, если мы заинтересуемся наблюдениями, которые побудили Дарвина, например, принять такую гипотезу или которые, по крайней мере, помешали ему отвергнуть ее, — можно дать очень краткий ответ. Существует небольшое количество наблюдений, сделанных над человеком и высшими животными, которые, по-видимому, доказывают, что травмы или увечья тела могут при определенных обстоятельствах передаваться потомству.

Корова, случайно потерявшая рог, произвела на свет теленка с ненормальным рогом; бык, случайно потерявший хвост, с тех пор породил бесхвостых телят; женщина, у которой в юности был раздроблен и деформирован большой палец, впоследствии родила дочь с деформированным большим пальцем и так далее.

Во множестве таких случаев совершенно отсутствует какая-либо гарантия достоверности утверждений, и, как уже говорили он и еще более ранний Кант, они представляют не большую ценность в качестве доказательств, чем самые простые сказки. Но в других случаях это утверждение не может быть сделано без дальнейшего изучения; и небольшое количество таких наблюдений действительно может претендовать на научное исследование и ценность. Вскоре я рассмотрю этот вопрос более подробно, но сейчас я хочу подчеркнуть тот факт, что, что касается прямых доказательств, мы не можем привести никаких доказательств в пользу передачи приобретенных признаков, за исключением этих случаев увечий. Нет никаких

наблюдений, подтверждающих передачу функциональной гипертрофии или атрофии, и вряд ли следует ожидать, что мы получим такие доказательства в будущем, поскольку эти случаи не из тех, которые поддаются экспериментальному исследованию. Таким образом, гипотеза о том, что приобретенные признаки могут передаваться, напрямую подтверждается только вышеупомянутыми примерами передачи увечий. По этой причине защитники принципа Ламарка, которые в последнее время выступили в довольно большом количестве^[296], попытались показать, что эти наблюдения являются убедительными и, следовательно, имеют высочайшую важность. По той же причине я считаю своим долгом, поскольку я придерживаюсь противоположной точки зрения, объяснить, что я думаю о ценности этих очевидных доказательств перенесенных увечий.

Едва ли можно сомневаться в том, что увечья носят приобретенный характер: они возникают не из какой-либо тенденции, заложенной в зародыше, а являются просто реакцией организма на внешние воздействия. Это, как я недавно выразился, чисто соматогенные признаки^[297], а именно. признаки, которые исходят только от тела (*сомы*), в отличие от зародышевых клеток; следовательно, это признаки, которые не возникают из самого зародыша.

Если увечья обязательно должны передаваться, или даже если они могут передаваться время от времени, то ламарковскому принципу была бы оказана мощная поддержка, и передача функциональной гипертрофии или атрофии, таким образом, стала бы весьма вероятной. По этой причине абсолютно необходимо, чтобы мы попытались прийти к определенному выводу относительно того, могут ли увечья передаваться по наследству.

Теперь мы рассмотрим более подробно факты, которые до сих пор приводились по этому вопросу. В мои намерения не входит обсуждать каждый отдельный случай, который был упомянут где-либо или кем-либо; такое обсуждение вряд ли привело бы к какому-либо результату. Я предлагаю выбрать небольшое количество таких примеров, чтобы показать, почему они не могут быть использованы в качестве доказательств. Я буду иметь дело главным образом со случаями, которые были выдвинуты моими оппонентами в качестве особенно веских доказательств и которые были тщательно и всесторонне исследованы. Я попытаюсь показать, что они не являются окончательными и что их следует объяснить совершенно другим способом. Недостаточность доказательства не всегда зависит от одних и тех же обстоятельств, и, в зависимости от последних, мы можем различать разные классы дел.

Прежде всего, мы можем кратко упомянуть те случаи, когда не были приняты необходимые меры предосторожности, прежде чем делать выводы.

К этому классу принадлежат бесхвостые кошки, которые были показаны на прошлогоднем (1887 г.) собрании Ассоциации немецких натуралистов в Висбадене. Эти кошки унаследовали свою бесхвостость, или, скорее, рудиментарные хвосты, от кошки-матери, которая, как "говорили", потеряла свой хвост из-за того, что по нему проехалось колесо повозки. Не только владелец кошек, доктор Захариас, рассматривал их как доказательство передачи увечий, но и в недавно опубликованной работе, озаглавленной 'О происхождении видов, основанной на передаче приобретенных признаков' ('Ueber die Entstehung der Arten auf Grundlage des Vererbens erworbener Eigenschaften'), автор, проф. Дж. Эймер говорит об этих кошках в предисловии как о "ценном" примере передачи увечий: следовательно, эти примеры составляют часть фундамента, на котором автор строит свои теоретические взгляды.

Конечно, отсутствие хвостов у молодых кошек, мать которых потеряла хвост в результате несчастного случая, заслуживало бы внимания, но, к сожалению, нет достоверных сведений о том, как кошка-мать стала бесхвостой. Без абсолютной уверенности в этом вопроседоказательства становятся совершенно бесполезными; и доктор Захариас поступил очень мудро, признав впоследствии, что это так, поскольку врожденное бесхвостость было известно кошкам с давних пор. Бесхвостая раса острова Мэн упоминается в первом издании 'Происхождения видов'; конечно, я имею в виду работу Дарвина, а не вышеупомянутую книгу с таким же названием, написанную профессором Дж. Еймер. Что касается первого происхождения породы бесхвостый мэнкс, мы знаем не больше, чем о происхождении этой замечательной расы кошек с дополнительными пальцами на ногах, которую Э. Б. Поултон недавно описал в Оксфорде и проследил на протяжении нескольких поколений^[298]. Это врожденные уродства, которые возникли в результате неизвестных изменений в зародыше. Подобные уродства были известны давно, и никто никогда не сомневался, что они могут передаваться.

Было бы столь же оправданно выводить кошек с дополнительными пальцами от предка, на пальцы которого наступали, как и выводить бесхвостых кошек острова Мэн от предка, у которого хвост был отрезан проезжавшей по нему повозкой, и, таким образом, рассматривать существование расы как доказательство передачи увечий.

Но даже если бы было точно известно, что хвост кошки-матери был изуродован, такой факт не обязательно доказывал бы, что рудиментарные хвосты потомства были результатом передачи от матери: они могли быть переданы от неизвестного отца. Вероятно, это не относится к кошке доктора Захариаса, поскольку бесхвостые котята появились в нескольких семьях, произведенных на свет одной матерью; но в других случаях необходимо принимать во внимание возможность врожденного бесхвостости со стороны отца. Следующий случай в этом отношении очень поучителен.

Прошлым летом мой друг, проф. Шоттелиус из Фрайбурга принес мне котенка с врожденным рудиментарным хвостом, которого он случайно обнаружил в семье котят в Вальдкирхе, маленьком городке в южной части Шварцвальда. У матери котенка был совершенно нормальный хвост; отца опознать не удалось.

Более тщательное исследование привело к следующему довольно неожиданному открытию. В течение нескольких последних лет бесхвостые котята часто появлялись в семьях многих разных кошек-матерей в Вальдкирхе, и этот факт объясняется следующим образом. Священник, некоторое время живший в Вальдкирхе, женился на англичанке, у которой был бесхвостый самец мэнского кота. Вероятность того, что все бесхвостые кошки в Вальдкирхе являются более или менее отдаленными потомками этого самца, почти равна достоверности. Поскольку самец мэнской кошки добрался до Шварцвальда, он с таким же успехом может оказаться и в каком-нибудь другом месте.

Но сейчас мы оставим подобные наблюдения, которые не доказывают передачу увечья, потому что само увечье не было установлено; и обратимся к более серьезным "доказательствам".

Давайте все же рассмотрим хвосты домашних животных. У этих животных спонтанное и значительное уменьшение хвоста происходит нередко, и поскольку привычка отрезать часть хвоста у молодых животных преобладает во многих странах, совпадение было объяснено

причинно-следственной связью, и был поднят вопрос, не возникла ли склонность к спонтанному появлению рудиментарных хвостов вследствие искусственного увечья, практикуемого на протяжении многих поколений. На первый взгляд это предположение кажется очень правдоподобным, но острая научная критика Дедерляйна, Рихтера и Бонне вместе с тщательными анатомическими исследованиями показали, что, по крайней мере, в тех случаях, которые были тщательно исследованы, такой причинно-следственной связи не существовало. Было показано, что спонтанные рудиментарные хвосты, которые иногда появляются у кошек и собак, имеют совершенно иное происхождение, чем передача искусственных увечий. Они зависят от врожденной особенности зародыша, особенности, которая легко и сильно передается. Это уродства, подобные шестому пальцу на руке или, скорее, рудиментарным пальцам на руках и ногах, которые тоже иногда появляются. Боннет^[299] показал, что рудиментарные хвосты собак зависят от отсутствия нескольких позвонков вместе с аномальным окостенением, а иногда и с преждевременным срастанием позвонков хвоста.

Боннет утверждает, что в двух первых исследованных им случаях вправление произошло на дистальном конце позвоночного столба в хвостовой части, при этом более или менее деформированные позвонки были анкилозированы. Перепончатый придаток простирался за пределы редуцированных хвостовых позвонков в виде так называемого "мягкого хвоста". Было показано, что эти признаки были унаследованы от матери и претерпели прогрессивное развитие в отношении количества отсутствующих позвонков и доли особей с рудиментарными хвостами.

В третьем случае Боннет обнаружил, что от четырех до семи нормальных хвостовых позвонков отсутствовали, и что столбик в области хвоста характеризовался тенденцией к преждевременному анкилозированию по всей его длине, а не только в дистальной части. Кроме того, последние три-четыре позвонка были искажены и либо располагались поперек длинной оси хвоста, либо были настолько сильно изогнуты, что кончик хвоста был направлен вперед.

Очевидно, что эти изменения не таковы, как мы должны были бы ожидать в результате передачи увечий хвоста, которые так часто практикуются. Если бы искусственная травма была передана по наследству, мы должны были бы ожидать отсутствия не определенного количества мезиальных позвонков, а, скорее, их кончика. Не было бы никаких причин, по которым существующие позвонки должны быть дегенерированными, как у большинства хвостовых позвонков собак, обследованных Боннетом.

Совершенно аналогичные явления были замечены Дедерляйном у бесхвостых кошек, которые нередко встречаются в Японии. У этих кошек рудиментарные позвонки хвоста были сведены в короткую, тонкую, негибкую спираль, которая образовывала узел, густо покрытый шерстью на задней части животного.

Такое уменьшение хвоста происходит совершенно независимо от искусственного повреждения у особей, родители которых не пострадали: это встречается даже у представителей таких пород, как такса, которые, насколько нам известно, никогда не подвергались обычному увечью.

Но этот факт представляется особенно интересным, потому что сокращение позвоночного столба в области хвоста происходит в самых разных степенях. Иногда отсутствуют только четыре позвонка, иногда до десяти. Степень аномалии формы и степень срастания позвонков также сильно различаются. Отсюда Боннет справедливо заключает, что у этих животных происходит

медленный и постепенный процесс редукции, процесс, который имеет тенденцию, так сказать, укорачивать хвост. Я намеренно говорю "как бы", поскольку, конечно, это утверждение не следует понимать буквально, и мы не должны делать вывод, что процесс редукции является следствием какой-то гипотетической силы развития, заключенной в организме, целью которой является удаление хвоста. Напротив, этот пример очень ясно показывает, что появлению развития, направленного в определенном направлении, может быть произведено без существования какой-либо движущей силы развития.

Склонность хвоста становиться рудиментарным у кошек и собак может быть объяснена самым простым способом - процессом, который я ранее назвал панмиксией. Хвост сейчас вряд ли пригоден для этих животных; и ни собака, ни кошка не погибли бы из-за того, что у них был только неполный хвост. Следовательно, естественный отбор в настоящее время не оказывает никакого влияния на эти части, и случайная редукция больше не устраняется ранним уничтожением ее обладателя: следовательно, такая редукция может передаваться потомству.

Раса бесхвостых лисиц, которая, по словам Сеттегаста, существовала в течение нынешнего столетия на охотничьих угодьях принца Вильгельма цу Сольмс-Браунфельса, очень скоро исчезла; в то время как кошки и собаки с рудиментарными хвостами сохранились во многих случаях. Таких результатов следовало ожидать, потому что у этих одомашненных животных отсутствие хвоста не вызывало никакой неполноценности в борьбе за существование.

Но эти факты кажутся мне примечательными в другом направлении. Ранее я упоминал о бесхвостой расе мэнских кошек. Традиция не говорит нам, как случилось, что потомки первой бесхвостой кошки на острове Мэн смогли размножиться и распространиться таким образом, что образовали доминирующую расу на острове. Но мы можем легко представить, как это произошло, когда узнаем, что бесхвостые кошки особенно ценятся^[300] в Японии, потому что люди думают, что они лучше управляют мышью. Каждый в Японии хочет иметь бесхвостую кошку, и люди даже отрезают хвосты нормальным кошкам, когда не могут заполучить кошек с врожденными рудиментарными хвостами, потому что они верят, что кошки становятся лучшими мышеловками из-за бесхвостости. В Вальдкирхе, как ни странно, также встречается тот же рассказ о превосходстве бесхвостых кошек. Таким образом, мы видим, как незначительная, но бросающаяся в глаза вариация может сразу вызвать энергичный процесс искусственного отбора, который способствует преобладанию этой вариации: намек на то, чтобы мы были осторожны при вынесении суждений о половом отборе, поскольку последний также воздействует на такие функционально индифферентные, но бросающиеся в глаза вариации. В случае с кошками человек отдал предпочтение определенной вариации, потому что новизна, а не красота характера удивила и привлекла его. Он придал новому признаку воображаемую ценность и с помощью искусственного отбора помог ему преобладать над нормальной формой. Я не вижу причин, по которым тот же процесс не мог бы происходить у животных в результате полового отбора.

Но теперь, после этого небольшого отступления, давайте вернемся к передаче увечий.

Мы видели, что рудиментарные хвосты кошек и собак, насколько они могут быть представлены научному исследованию, зависят не от передачи искусственного увечья, а от спонтанного возникновения дегенерации в позвоночном столбе хвоста. Однако все еще можно придерживаться мнения, что обычное искусственное уродование хвоста у многих пород собак и кошек привело, по крайней мере, к появлению нескольких рудиментарных хвостов, хотя,

возможно, и не у всех из них. Можно утверждать, что факт спонтанного появления рудиментарных хвостов не опровергает предположения о том, что характер также может зависеть от передачи искусственного увечья.

Очевидно, что такой вопрос может быть решен только экспериментальным путем: конечно, не экспериментами на собаках и кошках, как справедливо замечает Боннет, а экспериментами на животных, хвосты которых еще не находятся в процессе редуцирования. Боннет предлагает, чтобы этот вопрос был исследован на белых крысах или мышах, у которых длина хвоста очень равномерна, а наличие рудиментарных хвостов неизвестно.

До того, как было сделано это предложение, я уже исследовал проблему экспериментально. Такой ход событий, возможно, был бы более естественным для тех, кто поддерживает передачу увечий, против чего я выступаю. Хотя я предпринял эксперименты, рассчитывая получить чисто отрицательные результаты, я подумал, что последние не будут полностью бесполезными; и поскольку многочисленные сторонники передачи приобретенных признаков, по-видимому, не желают проверять свое мнение экспериментально, я взял на себя не очень большие хлопоты, необходимые для проведения такой экспериментальной проверки.

Эксперименты проводились на белых мышах и были начаты в октябре прошлого (1887) года с участием семи самок и пяти самцов. 17 октября всем им отрезали хвосты, а 16 ноября родились две первые семьи. Поскольку период беременности составляет всего 22-24 дня, эти первые отпрыски начали развиваться в то время, когда оба родителя были без хвостов. Этих двух семейств вместе насчитывалось восемнадцать, и каждая особь обладала совершенно нормальным хвостом длиной 11-12 мм. Этих молодых мышей, как и всех, кто родился в более поздние сроки, забирали из клетки, либо убивали и сохраняли, либо использовали для продолжения экспериментов по разведению. В первой клетке, содержащей двенадцать мышей первого поколения, за четырнадцать месяцев родилось 333 детеныша, а именно. до 16 января 1889 года ни у кого из них не было рудиментарного хвоста или даже хвоста, который был бы немного короче, чем у потомков неискалеченных родителей.

Можно было бы подчеркнуть, что последствия нанесения увечий не оказывают никакого влияния до тех пор, пока не пройдет несколько поколений. Поэтому я поместил пятнадцать детенышей, родившихся 2 декабря 1887 года, во вторую клетку, сразу после того, как они обрели способность видеть и покрылись шерстью; их хвосты были отрезаны. Эти мыши произвели на свет 237 детенышей со 2 декабря 1887 года по 16 января 1889 года, у каждого из которых был нормальный хвост.

Таким же образом четырнадцать отпрысков этого второго поколения были помещены в клетку № 3 1 мая 1888 года, и их хвосты также были отрезаны. Среди их детенышей, которых было 152, появившихся на свет к 16 января, не было ни одного с аномальным хвостом. Точно такой же результат наблюдался и у четвертого поколения, которое было выведено в четвертой клетке и обработано точно таким же образом. В этом поколении с 23 апреля по 16 января было произведено 138 детенышей с нормальными хвостами.

Эксперимент с четвертым поколением не был завершен; тринадцать мышей пятого поколения были снова изолированы, а их хвосты ампутированы; к 16 января 1889 года они произвели на свет 41 детеныша.

Таким образом, пять поколений искусственно искалеченных родителей произвели на свет 901 детеныша, и все же не было ни единого примера рудиментарного хвоста или какой-либо другой аномалии в этом органе. Точные измерения показали, что не произошло даже незначительного уменьшения длины. Длина хвоста новорожденной мыши варьируется от 10,5 до 12 мм. по длине ни у одного из потомков не было хвостакороче 10,5 мм. Более того, в этом отношении не было никакой разницы между молодыми людьми более раннего и более позднего поколений.

Что доказывают эти эксперименты? Опровергают ли они раз и навсегда мнение о том, что увечья не могут передаваться? Конечно, нет, если рассматривать их отдельно. Если бы этот вывод был сделан только из этих экспериментов и без учета других фактов, можно было бы справедливо возразить, что число поколений было слишком маленьким. Можно было бы возразить, что вполне вероятно, что наследственные последствия увечий проявятся только по прошествии большего числа поколений. Они могут появиться не к пятому поколению, но, возможно, к шестому, десятому, двадцатому или сотому поколению.

Мы мало что можем сказать против этого возражения, поскольку существуют реальные явления вариации, которые должны зависеть от такого постепенного и поначалу незаметного изменения в зародышевой плазме, изменения, которое становится заметным у потомков только по прошествии нескольких поколений. Дикая анютины глазки не сразу меняется при посадке в садовую почву: сначала она остается внешне неизменной, но рано или поздно в течение поколений начинают проявляться вариации, главным образом в цвете и размере цветков: они размножаются семенами и, следовательно, являются следствием вариаций в зародыше. Тот факт, что такие вариации *никогда* не происходят в первом поколении, доказывает, что к ним должна быть подготовлена постепенная трансформация зародышевой плазмы.

Следовательно, можно представить, что модифицирующие эффекты внешних воздействий на зародышевую плазму могут быть постепенными и усиливаться в ходе поколений, так что видимые изменения в организме (*somе*) не проявляются до тех пор, пока воздействие не достигнет определенной интенсивности.

Таким образом, нельзя выдвинуть никаких убедительных теоретических возражений против предположения, что для наследственной передачи увечий требуется (например) 1000 поколений, прежде чем это станет заметным. Мы не можем оценить *априори* силу воздействий, способных изменить зародышевую плазму, и только опыт может научить нас количеству поколений, через которые они должны пройти, прежде чем будут достигнуты видимые результаты.

Следовательно, если увечья действительно действуют на зародышевую плазму как причины вариации, нельзя отрицать возможность или даже вероятное проявление в конечном итоге наследственных эффектов.

Следовательно, эксперименты на мышах, взятые отдельно, не являются полным опровержением такого предположения: их пришлось бы продолжать до бесконечности, прежде чем мы смогли бы с уверенностью утверждать, что наследственная передача не может иметь места. Но следует помнить, что все так называемые доказательства, которые до сих пор приводились в пользу передачи увечий, утверждают передачу единичного увечья, которое сразу же стало заметным в следующем поколении. Более того, увечье было нанесено только одному из родителей, а не обоим, как в моих экспериментах с мышами. Следовательно, по

сравнению с этими экспериментами, все подобные "доказательства" рушатся; все они должны зависеть от ошибки.

По этой причине важно рассмотреть те случаи обычного нанесения увечий, которые постоянно повторялись на протяжении многих поколений мужчин и не приводили к каким-либо наследственным последствиям. Что касается привычно ампутированных хвостов кошек и собак, я уже показал, что это всего лишь очевидный наследственный эффект. Более того, увечья определенных частей человеческого тела, практикуемые разными народами с незапамятных времен, ни в одном случае не приводили к уродству или редукции рассматриваемых частей. Такие наследственные эффекты не были вызваны ни обрезанием^[301], ни удалением передних зубов, ни сверлением отверстий в губах или носу, ни необычным искусственным раздавливанием и калечением стоп китайских женщин. Ни один ребенок ни у одной из упомянутых наций не обладает ни малейшими следами этих увечий при рождении: их приходится приобретать заново в каждом поколении.

Можно доказать, что подобные случаи имеют место среди животных. Профессор Кюн из Галле указал мне, что по практическим соображениям хвост у определенной породы овец был отрезан в течение последних ста лет, но, согласно Натузиусу, овца этой расы без хвоста или только с рудиментарным хвостом никогда не рождалась. Это тем более важно, что существуют другие расы овец, у которых короткость хвоста является отличительной особенностью. Таким образом, природа овечьего хвоста не означает, что он не может исчезнуть.

Сеттегаст упоминает очень хороший пример, хотя, возможно, имеет в виду другую цель. Различные виды ворон обладают жесткими, похожими на щетинки перьями вокруг отверстия ноздрей и основания клюва: они отсутствуют только у грача. Последний, однако, обладает ими в молодом возрасте, но вскоре после того, как он покинул гнездо, они теряются и больше никогда не появляются. Грач зарывается глубоко в землю в поисках пищи, и таким образом перья у основания клюва стираются и никогда не могут отрасти снова из-за постоянного перекапывания. Тем не менее эта особенность, которая приобреталась снова и снова с незапамятных времен, никогда не приводила к появлению только что вылупившейся особи с обнаженным лицом.

Таким образом, нет никаких оснований предполагать, что такой результат имел бы место в случае с мышами, даже если бы эксперименты продолжались на протяжении сотен или тысяч поколений. Предположение о накопительном эффекте увечий является полностью фантастическим и может быть подтверждено только тем фактом, что происходят накопительные трансформации зародышевой плазмы; но, конечно, этот факт не означает, что увечья относятся к тем воздействиям, которые способны изменять зародышевую плазму. Все установленные факты указывают на то, что они не оказывают такого эффекта. Передача тем более невероятна из-за поразительной формы увечий во всех случаях, на которые ссылаются в качестве доказательства. Единственное возражение, которое можно выдвинуть, - это предположить, что отсутствие хвоста передается легче, чем другие увечья, или что мыши обладают меньшими наследственными способностями, чем другие животные. Но нет ни малейших доказательств в пользу любого из этих предположений; сторонники принципа Ламарка, напротив, всегда указывали на передачу изуродованных хвостов как на одну из своих основных линий доказательства.

Часто высказывалось мнение, что такая передача не обязательно должна происходить в каждом конкретном случае, но может происходить время от времени при совершенно исключительных условиях, с которыми мы не знакомы: по этой причине можно было бы настаивать на том, что все отрицательные эксперименты и каждое опровержение "доказательств" передачи увечий не являются окончательными. Совсем недавно один умный молодой зоолог сказал, ссылаясь на высказывания Канта по этому вопросу, что, возможно, самый решительный противник передачи увечий не осмелился был наши дни отстаивать свою точку зрения с такой уверенностью, "поскольку следует признать, что передача приобретенных признаков может иметь место в любом случае в качестве редкого исключения". Подобные мнения часто высказываются, особенно в разговоре, и все же они не могут означать ничего, кроме того, что доказана передача приобретенных признаков; ибо, если такая передача вообще может иметь место, она существует, и теоретически не имеет ни малейшего значения, происходит ли она в редких случаях или чаще. Иногда наследственность называют капризной, и в определенном смысле это верно. Наследственность кажется капризной, потому что мы не можем проникнуть в ее глубины: мы не можем предсказать, проявятся ли какие-либо особенности отца в ребенке, и еще меньше - проявятся ли они в первом, втором или одном из более поздних детей; мы не можем предсказать, будет ли у ребенка нос его отца или матери или одного из бабушек и дедушек. Но это, конечно, не означает, что результаты обусловлены случайностью: никто не имеет права сомневаться в том, что все вызвано действием определенных законов и что с оплодотворением яйцеклетки была определена форма носа будущего ребенка. Взаимодействие двух тенденций развития, содержащихся в двух конъюгирующих зародышевых клетках, неизбежно приводит к определенной форме носа. Наблюдаемые факты позволяют нам кое-что узнать о законах, по которым происходят такие события. Так, например, среди большого числа детей от одних и тех же родителей некоторые всегда будут иметь форму носа матери или семьи матери; у других будет нос семьи отца, и так далее.

Если мы применим этот аргумент к предполагаемой передаче увечий, то такая передача, если это вообще возможно, должна происходить определенное количество раз в определенном количестве случаев: это должно происходить легче, когда оба родителя увечны одинаковым образом или когда увечья повторялись во многих поколениях и т.д. Крайне маловероятно, что это внезапно произошло бы в случае, когда этого меньше всего ожидали, в то время как это не произошло в 900 случаях наиболее благоприятного характера. Те, кто признает в сомнительных случаях передачи единичного увечья, имеющегося только у одного из родителей, доказательства существования оспариваемого действия наследственности, совершенно забывают, что передача предполагает очень удивительный и чрезвычайно сложный аппарат, который, если он вообще присутствует, должен при определенных условиях проявляться регулярно, а не только в крайне исключительных случаях. Природа создает сложные механизмы не для того, чтобы оставлять их неиспользованными: они существуют благодаря использованию и для использования. Мы можем легко представить, насколько сложным должен быть аппарат для передачи увечий или приобретенных признаков в целом, как я пытался показать в другом месте. Передача рубца потомству, например, предполагает, прежде всего, что каждое механическое изменение тела (*сомы*) вызывает изменение в зародышевых клетках: это изменение не может заключаться в простых различиях в питании, влияющих только на усиленный или замедленный рост клеток: оно должно быть такого рода, чтобы изменилась молекулярная структура зародышевой плазмы. Но такое изменение ни в малейшей степени не

могло напоминать то, что происходило на периферии тела при образовании рубца: ведь в зародышевой плазме нет ни кожи, ни предварительно сформированного зародыша какого-либо из взрослых органов, а только однородная молекулярная структура, которая в ходе многих тысяч стадий трансформации должна стремиться к образованию сомы, включающей кожу. Следовательно, изменение в зародышевой плазме, которое привело бы к распространению рубца, должно быть такого рода, чтобы повлиять на ход онтогенеза на одной из его более поздних стадий, так что в определенной части тела произошло бы прерывание нормального формирования кожи и интеркалирование ткани рубца. Я не утверждаю, что столь же незначительные изменения зародышевой плазмы не могли произойти: напротив, индивидуальные вариации показывают нам, что зародышевая плазма потенциально содержит все мельчайшие особенности индивидуума; но я тщетно пытался понять, как такие незначительные изменения зародышевой плазмы в зародышевых клетках могли быть вызваны появлением шрама или каким-либо другим увечьем тела. В этом отношении я думаю, что условие Блюменбаха почти выполнено: он был склонен заявить, что выступает против передачи увечий, но только в том случае, если будет доказано, что такая передача была *невозможна*. Хотя это не может быть строго доказано, тем не менее можно показать, что аппарат, предполагаемый такой передачей, должен быть настолько невероятно сложным, нет! настолько совершенно непостижимо, что мы вполне вправе сомневаться в возможности его существования до тех пор, пока нет фактов, доказывающих, что оно *должно* присутствовать. Поэтому я не согласен с недавним утверждением,^[302] что условие Блюменбаха не может быть выполнено сегодня, точно так же, как это было невозможно в то время, когда оно было впервые выдвинуто. Но если бы, тем не менее, между частями тела и зародышевыми клетками существовал такой таинственный механизм, посредством которого каждое изменение в первых могло бы по-разному воспроизводиться во вторых, то эффекты этого чудесного механизма, несомненно, были бы заметны и могли бы быть подвергнуты эксперименту.

Но в настоящее время у нас нет доказательств существования каких-либо подобных эффектов; а эксперименты, описанные выше, опровергают все случаи предполагаемой передачи единичных увечий.

Конечно, я не утверждаю, что подобные случаи всегда следует объяснять отсутствием достаточного количества наблюдений. Чтобы прояснить свою позицию, я предлагаю обсудить еще два класса наблюдений. Прежде всего, существует очень много случаев очевидной передачи увечий, в которых передавалось не само увечье или его последствия, а предрасположенность рассматриваемой части тела к заболеванию. Рихтер^[303] недавно указал, что часто происходят задержки развития, настолько незначительные, что они внешне незаметны, и что такие задержки имеют тенденцию приводить к видимой дегенерации частей, в которых они происходят, в результате легких травм. Таким образом, поскольку предрасположенность к такой остановке передается микробом — иногда даже в повышенной степени, — может возникнуть видимость передающейся травмы. Таким образом Рихтер объясняет, например, часто цитируемый случай с солдатом, который потерял левый глаз из-за воспаления за пятнадцать лет до женитьбы и у которого было двое сыновей с уродством левого глаза (микрофтальмией). Микрофтальмия - это остановка развития. Солдат потерял глаз не просто потому, что был ранен, а потому, что он с самого начала был предрасположен к заболеванию и легко воспалялся после легкой травмы. Он не передал своим сыновьям травму или ее результаты, а только микрофтальмию, предрасположенность к которой уже была у него врожденной, но которая с самого начала привела его сыновей без каких-либо очевидных

внешних повреждений к пороку развития глаза. Я склонен объяснить случай, который Дарвин аналогичным образом приводил в последние годы своей жизни в пользу передачи приобретенных признаков и который, казалось, доказывал, что порок развития большого пальца, вызванный обморожением, может передаваться. Кожа на больших пальцах мальчика была сильно повреждена из-за обморожения, связанного с каким-то кожным заболеванием. Большие пальцы сильно распухли и оставались в таком состоянии долгое время; после заживления они были деформированы, а ногти всегда оставались необычно узкими, короткими и толстыми. Когда этот человек женился и завел семью, у двоих из его детей были такие же деформированные большие пальцы, и даже в следующем поколении у двух дочерей были деформированы большие пальцы на обеих руках. Этот случай слишком плохо известен, чтобы допускать адекватную критику; но, возможно, можно предположить, что кожа разных людей сильно различается по своей восприимчивости к воздействию холода, и что у многих детей обморожение происходит легко и сильно, в то время как у других это не проявляется подобным образом. Иногда члены одной и той же семьи различаются в этом отношении, и большая или меньшая предрасположенность к образованию обморожений соответствует различному строению кожи, при котором одни дети наследуют отца, а другие - мать. В примере Дарвина высокая степень восприимчивости кожи большого пальца была, очевидно, врожденной у отца, и эта восприимчивость определенно передавалась и приводила к аналогичному пороку развития больших пальцев у детей, возможно, очень рано и после воздействия сравнительно небольшой степени холода^[304].

Последняя категория случаев, которые я хотел бы рассмотреть, относится к наблюдениям, в которых увечье родителя было несомненным и в которых у ребенка появился порок развития, аналогичный увечью, но в которых точное исследование показывает, что пороки развития у родителя и ребенка в действительности не соответствуют друг другу.

В этот класс я включаю случай, который стал известен только в текущем году (1888) и который был настолько точен, насколько это было возможно, антропологом и врачом, которые изучили историю этого случая. Доктор Эмиль Шмидт сообщил на собрании Немецкой ассоциации антропологов в Бонне в этом году о случае, который, на первый взгляд, действительно доказывает, что увечья человеческого уха могут передаваться по наследству. Поскольку доктор Шмидт был достаточно любезен, предоставив в мое распоряжение весь материал, который он собрал по этому вопросу, я смог изучить его более детально, чем это обычно возможно в подобных случаях; и я рассмотрю его подробно, поскольку он, как мне кажется, имеет фундаментальное значение в истории человеческих ошибок по этому вопросу.

В самой респектабельной и заслуживающей полного доверия семье у матери заячья мочка уха с одной стороны. Она совершенно отчетливо помнит, что во время игры в возрасте от шести до десяти лет другой ребенок вырвал у нее серьгу и что рана зажила так, что расщелина осталась. Позже в задней части доли было проделано новое отверстие. У нее было семеро детей, и у второго из них, который сейчас является взрослым мужчиной, заячья мочка уха с той же стороны, что и у матери. Неизвестно, обладала ли мать врожденным пороком развития уха до того, как оно было изуродовано, но, судя по нынешнему виду уха, это крайне маловероятно. Более того, ранее никогда не наблюдалось наличия врожденной расщелины в мочке уха. У родителей матери не было никаких пороков развития уха. Таким образом, вывод о том, что передача искусственной расщелины в мочке уха действительно имела место, казался неизбежным.

Но мы не должны слишком поспешно составлять свое мнение. Когда мы сравниваем рисунки I. и II., представляющие два уха, нас прежде всего поражает тот факт, что порок развития уха сына имеет совершенно иной внешний вид, чем у матери. Мочка уха последнего вполне нормально сформирована; она широкая и хорошо развита, и имеет только срединную вертикальную борозду, которая является результатом увечья. Мочка уха сына, с другой стороны, чрезвычайно мала, можно даже утверждать, что ее совсем нет. На мой взгляд, расщелины вообще нет, но гораздо более высокий задний угол уха образует конец его заднего края — так называемую спираль. Но даже если бы было высказано другое мнение относительно толкования этой части, необходимо принять во внимание еще одно обстоятельство, которое представляется мне абсолютно убедительным и которое полностью исключает интерпретацию этого порока развития как передачу увечий.

FIG. I.



FIG. II.

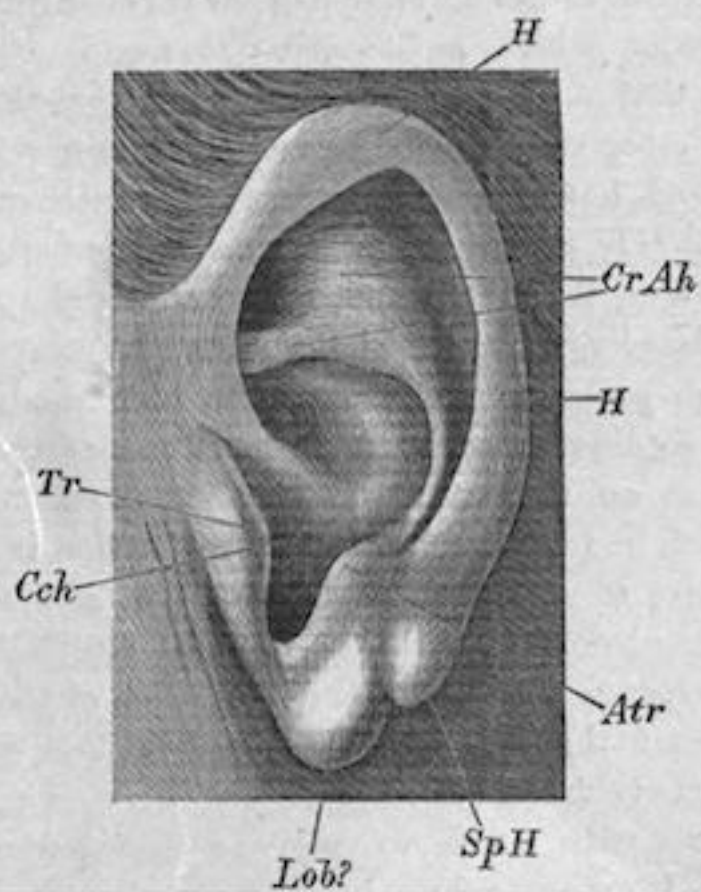


Рис. I. *H. Спираль. Cr. Ah. Crura anthellicis. A. Антиликс. Cch. Concha. Гл.¹. и Гл.². Отверстия 1 и 2 для сережек. Подбросить. Мочка уха. Sp. H. Гелицис позвоночника. Inc. Межпозвоночный резец. Tr. Козелок. Atr. Антитрагус.*

Если мы сравним уши друг с другом, уши матери с ушами сына, не только анатом, но и каждый опытный наблюдатель сразу же будет поражен тем фактом, что они совершенно различаются по своим очертаниям, а также в каждой детали. Верхний край уха у матери очень широкий, у сына он довольно заостренный: так называемые *голени* у матери нормально развиты, у сына они едва различимы и открываются в переднем направлении, в то время как у матери они направлены вверх. Сама раковина, *межзубный выступ*, короче говоря, все, что находится в двух ушах, отличается настолько, насколько это возможно в ушах двух людей.

Но этот факт явно доказывает, что сын обладает слухом не своей матери, а, вероятно, своего отца или деда. К сожалению, отец и дед уже давно мертвы, так что мы не можем получить определенных доказательств на этот счет. Во всяком случае, сын не унаследовал ухо своей матери, и было бы очень опрометчиво предполагать, что ухо он унаследовал от отца, но порок развития мочки уха от матери - порок, который, как мне кажется, определенно сильно отличается от порока развития уха его матери. Я сказал, что этот случай имеет фундаментальное значение главным образом потому, что он очень отчетливо показывает, с одной стороны, как трудно собрать воедино материал, абсолютно необходимый для правильного понимания отдельного случая, а с другой стороны, как тщательно необходимо сравнивать и исследовать аномалии, если мы хотим избежать неправильных выводов. Такие меры предосторожности до сих пор редко принимались с необходимой точностью; в большинстве случаев люди довольствуются знанием того, что у ребенка присутствует аномалия в той же части тела, которая была деформирована в результате увечий у родителя.

Но если мы хотим говорить о передаче увечья, то прежде всего необходимо показать, что порок развития ребенка в точности соответствует увечью родителя.

По этой причине более ранние наблюдения по этому вопросу в большинстве случаев совершенно бесполезны.

О готовности, с которой мы можем быть обмануты, свидетельствует тот факт, что я сам чуть не стал жертвой в течение прошедшего года (1888). Мой друг, чтобы убедить меня в передаче увечий, обратил мое внимание на линейный шрам на его левом ухе, который тянулся от верхнего края спирали на некоторое расстояние к задней части антеликса, придавая ему вид небольшого, довольно острого гребня. Шрам был нанесен порезом от дуэльной шпаги, который джентльмен получил во время учебы в Университете. Как ни странно, левое ухо его пятилетней дочери обладает аналогичной особенностью. Задняя часть антеликса образует довольно острый и узкий гребень, как у отца, хотя сам шрам отсутствует.

Должен признаться, что сначала я был несколько озадачен этим фактом, но вскоре тайна была разгадана очень простым способом. Я попросил отца показать мне его правое ухо, и тогда я увидел, что у этого уха был похожий гребень на задней части антеликса. Отсутствовал только шрам, который на левом ухе делал гребень гребня еще более заметным. Следовательно, гребень был лишь индивидуальной особенностью в формировании уха отца, — особенностью, которая была передана одному уху ребенка. Никакой передачи о нанесении увечий не было.

Точно так же при тщательном изучении было бы показано, что многие из так называемых доказательств передачи увечий являются обманчивыми. Мы не должны ожидать успеха во всех из них, поскольку в большинстве случаев исследование не может быть завершено, главным образом потому, что состояние рассматриваемой части у предков неизвестно или известно недостаточно. Вот причина, по которой время от времени продолжают появляться свежие примеры таких так называемых доказательств — доказательств, которые не поддаются тщательной критике, потому что чего-то, и в большинстве случаев очень много, неизменно не хватает. Но следует признать, что даже очень большое количество неполных доказательств не составляют ни одного полного. С другой стороны, можно утверждать, что единичный случай совпадения увечья у родителя и порока развития у потомства, даже если он точно установлен, не будет являться доказательством передачи увечий. Не каждый *post hoc* также является *proper hoc*. Ничто не иллюстрирует это лучше, чем сравнение между "доказательствами", которые даже сейчас выдвигаются в пользу передачи увечий, и "доказательствами", которые поддерживали веру в эффективность так называемых "материнских впечатлений" во время беременности, веру, которая повсеместно поддерживалась вплоть до середины нынешнего столетия. Многие из этих 'доказательств' были просто бабушкиными баснями и основывались на всевозможных последующих изобретениях и изменениях. Но нельзя отрицать, что есть несколько несомненно подлинных наблюдений над случаями, в которых какой-либо характер ребенка поразительным образом напоминает нам о глубоком психическом впечатлении, сильно повлиявшем на мать во время беременности.

Таким образом, заслуживающий доверия человек рассказал мне о следующем случае. Известный медицинский авторитет порезал себе ногу выше лодыжки ножом: его жена присутствовала при этом и была сильно напугана. В то время она была на третьем месяце беременности: у ребенка при рождении была обнаружена необычная отметина в том же месте над лодыжкой. В наши дни люди почти забыли, с каким упорством поддерживалась идея материнских впечатлений вплоть до середины нынешнего столетия; но стоит только прочесть принятый немецкий учебник по физиологии пятидесятилетней давности, а именно: это Бурдах, чтобы убедиться в точности этого утверждения. Бурдах не только приводит ряд 'убедительных' случаев у человека и даже у животных (коров и оленей), но и пытается построить теоретическое объяснение предполагаемого процесса. Это делается следующим образом: 'Воображение влияет на функцию органов'; но функцией эмбриона является 'тенденция к развитию, и, следовательно, влияние [материнского воображения] может проявляться только в виде вариаций в способе развития'. Таким образом, заменяя концепцию функции концепцией развития органов, Бурдах приходит к выводу, что "гомологичные органы матери и эмбриона находятся в такой связи", что при нарушении первых может возникнуть соответствующее "изменение в формировании последних".

По-видимому, для понимания вопросов, с которыми мы имеем дело, бесполезно вспомнить, что идея "материнских впечатлений" лишь сравнительно недавно считалась научной теорией и что доказательства в ее поддержку были представлены по форме и языку как научные доказательства. В книге Бурдаха мы даже встречаемся с подробными 'доказательствами' того, что сильные психические потрясения, вызванные материнскими впечатлениями, могут оказывать свое влияние не только на одного, но даже на нескольких детей, рожденных последовательно, хотя и с уменьшающейся силой. "Молодая жена испытала шок во время своей первой беременности, увидев ребенка с заячьей губой, и ее постоянно преследовала мысль, что у ее ребенка может быть такой же порок развития. У нее родился ребенок с типичной заячьей

губой: у ее следующего ребенка была верхняя губа с менее выраженной расщелиной, в то время как у третьего вместо расщелины было красное пятно".

Теперь, что можно сказать о таких "доказательствах"? Вероятно, мы можем справедливо предположить, что Бурдах, который был в других отношениях умным физиологом, был в этом вопросе несколько легковверен; но есть также случаи, относительно которых не вызывает ни малейшего сомнения. Я могу напомнить читателю случай, о котором рассказал не кто иной, как знаменитый эмбриолог Карл Эрнст фон Бэр^[305].

“Одна дама была очень расстроена пожаром, который был виден издали, потому что она считала, что это произошло в ее родных местах. Поскольку последний находился на расстоянии семи немецких миль, впечатление сохранялось долгое время, прежде чем стало возможным получить какие-либо определенные сведения, и эта длительная задержка так сильно повлияла на разум дамы, что некоторое время спустя она говорила, что постоянно видела пламя перед своими глазами. Два или три месяца спустя у нее родилась дочь, у которой на лбу было красное пятно в виде пламени. Это пятно не исчезало до тех пор, пока ребенку не исполнилось семь лет“. Фон Бер добавил: “Я упоминаю об этом случае, потому что я хорошо знаком с ним, поскольку дама была моей родной сестрой, и потому что она жаловалась на то, что видела языки пламени перед глазами до рождения ребенка, и не выдумывала это впоследствии как "причину" странного появления".

Итак, мы имеем дело с абсолютно достоверным случаем. Имя Фон Бэра является гарантией абсолютной точности. Почему же тогда наука, несмотря на это, отвергла всю идею эффективности "материнских впечатлений" с момента появления трактатов Бергмана и Лейкарта^[306]?

Наука отвергла эту идею по многим и убедительным причинам, все из которых я не собираюсь здесь повторять. Во-первых, потому, что наши более зрелые знания физиологии тела показывают, что такая причинная связь между особыми характерами ребенка и, если можно так выразиться, соответствующими психическими впечатлениями матери, является предположением, которое не может быть принято; но также и главным образом потому, что единичное совпадение представления о матери с аномалией у ребенка не является доказательством причинной связи между двумя явлениями.

Я не сомневаюсь, что среди многих тысяч нынешних и бывших студентов немецких университетов, чьи лица покрыты шрамами, может найтись один, у сына которого есть родимое пятно на том месте, где у отца есть шрам. Бывают всевозможные родимые пятна, и почему бы им иногда не иметь вид шрама? Такой случай, если бы он произошел, был бы приемлем для приверженцев теории передачи приобретенных признаков; он, по их мнению, полностью перевернул бы взгляды их оппонентов.

Но как такой случай, если бы он был действительно установлен, мог бы доказать предполагаемую форму наследственной передачи, не больше, чем случай фон Бэра мог бы доказать теорию эффективности "материнских впечатлений"?

Я придерживаюсь мнения, что чрезвычайная редкость подобных случаев убедительно подтверждает тот факт, что мы имеем дело со случайным, а не причинно-следственным совпадением. Если бы шрамы действительно могли передаваться по наследству, мы должны были бы ожидать очень частого обнаружения родимых пятен, соответствующих шрамам на лице

отца, а именно. почти во всех случаях, когда сын унаследовал типлица, которым обладал отец. Если бы это было так, мы должны были бы всерьез беспокоиться о красоте следующего поколения в Германии, поскольку очень многие наши студенты следуют моде украшать свои лица как можно большим количеством этих "почетных шрамов".

Я говорил о 'материнских впечатлениях', потому что хотел показать, что до недавнего времени выдающиеся и проницательные ученые придерживались идеи и верили, что у них есть доказательство идеи, которая теперь полностью и навсегда оставлена наукой. Но в дополнение к этому существует очень тесная связь между теорией действительности материнских впечатлений и теорией передачи приобретенных признаков, и иногда их даже смешивают.

В прошлом году научно-популярный журнал привел следующий случай в качестве доказательства передачи увечий. Однако я не хочу подразумевать, что редактор должен нести ответственность за ошибки корреспондента. "В ноябре 1864 года беременная мериносовая овца сломала правую переднюю ногу, примерно на два дюйма выше коленного сустава; на конечность наложили шины, и она долго заживала до марта следующего года, когда животное произвело на свет детенышей. У ягненка было кольцо черной шерсти шириной от двух до трех дюймов вокруг того места, где была сломана нога матери, и на самой ноге." Теперь, если мы даже допустим, что колечко черной шерсти можно рассматривать как признак, соответствующий перелому ноги матери, этот случай, возможно, можно было бы интерпретировать не как передачу увечья, а как пример эффективности материнских впечатлений; поскольку овца была уже беременна, когда она сломала ногу. Современное состояние биологической науки учит нас, что при слиянии яйцеклетки и сперматозоида определяется потенциальная наследственность^[307]. Такое слияние определяет будущую судьбу яйцеклетки и индивидуума со всеми его различными тенденциями.

Такие истории, когда их цитируют как "замечательные факты, доказывающие передачу увечий", полностью заслуживают презрения, с которым они были восприняты Кантом и его коллегами. Когда мне рассказали о вышеупомянутом случае, я ответил: "Жаль, что черная шерсть не была оформлена в виде надписи "В память о сломанной ноге моей дорогой матери"".

Рассказы об эффективности "материнских впечатлений" и передаче увечий тесно связаны и рушатся перед нынешним состоянием биологической науки. Никому нельзя помешать верить в такие вещи, но они не имеют права рассматриваться как научные факты или даже как научные вопросы. От первого отказались в середине нынешнего столетия, а от второго, возможно, откажутся и сейчас; однажды отброшенный, мы не должны опасаться, что он когда-нибудь снова будет возрожден.

Вряд ли нужно говорить, что вопрос о передаче приобретенных признаков не решается полностью безоговорочным отказом от передачи увечий. Хотя я придерживаюсь мнения, что такой передачи не происходит и что мы можем объяснить явления, связанные с трансформацией видов, без этого предположения, я далек от мысли, что вопрос решен просто потому, что передачу увечий можно отнести к области басен. Но, во всяком случае, мы добились того, что единственные факты, которые, по—видимому, прямо доказывают передачу приобретенных признаков, были опровергнуты, и что единственное прочное основание, на котором до сих пор основывалась эта гипотеза, было разрушено. В будущем нам не придется беспокоиться о каждом отдельном так называемом доказательстве передачи увечий, и исследование может быть сосредоточено на области, в которой лежит истинное решение

относительно принципа Ламаркизма, оно может быть связано с объяснением наблюдаемых явлений трансформации.

Если, как я полагаю, эти явления можно объяснить без принципа Ламарка, мы не имеем права предполагать форму передачи, существование которой мы не можем доказать. Только если бы можно было показать, что мы не можем сейчас или когда-либо отказаться от этого принципа, у нас было бы право принять его. Я не думаю, что смогу лучше передать состояние предмета, чем снова обратившись к метафоре корабля. Мы видим, как он движется со всеми поставленными парусами, мы не можем различить ни весел, ни винта, и, насколько мы можем судить, нет ни трубы, ни каких-либо других признаков двигателя. В таком случае у нас не будет оснований заключать, что двигатель присутствует и принимает какое-то участие в движении судна, если только это движение не такого рода, что его невозможно объяснить действием ветра, течения и руля без посторонней помощи. Только в том случае, если будет доказано, что явления, связанные с ходом органической эволюции, необъяснимы без гипотезы о передаче приобретенных признаков, мы будем вправе придерживаться такой гипотезы.

Примечания к эссе VIII.

293. Это правда, что он основывал свои мнения на совершенно ошибочных теориях относительно постоянства видов. Compare Brock, 'Einige ältere Autoren über die Vererbung erworbener Eigenschaften' in 'Biolog. Centralblatt,' Bd. VIII, p. 491 (1888): see also Hugo Spitzer, 'Beiträge zur Descendenz-theorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft,' Leipzig, 1886, pp. 515 et seq.

294. У. Хис, "Unsere Körperform", Лейпциг, 1875.

295. См. [Эссе II](#) в настоящем томе.

296. [Одной из наиболее замечательных форм этого возрождения ламаркизма является создание в Америке "неоламаркианской школы", которая включает в число своих членов многих наиболее выдающихся американских биологов. Один из аргументов, на который в основном опирались основатели школы, основан на сравнительной морфологии зубов млекопитающих. Считается, что эволюция различных типов происходит из-за изменений формы, вызванных действием механических сил (давления и трения) в течение жизни человека. Накопление таких модификаций посредством наследственности объясняет формы существующих зубов.

Можно резонно возразить, что самые элементарные факты, касающиеся развития зубов, доказывают, что их форма не может изменяться в течение жизни человека, за исключением стирания. Форма определяется заранее, еще до того, как зуб прорежет десну. Следовательно, неоламаркистская школа предполагает не передачу приобретенных характеров, а передачу характеров, которые родитель не в состоянии приобрести! - Е. Б. П.]

297. См. стр. [412](#) предыдущего эссе (VII).

298. [См. "Природа", том xxix, стр. 20 и том xxxv, стр. 38. В последней статье описаны девять поколений, и в обеих статьях приведены цифры нормальных и аномальных стоп. С тех пор наблюдались новые поколения и многие другие семьи, и отчет об этих наблюдениях вскоре

будет опубликован в той же статье. Изначально порода была выведена в Бристоле. В зарегистрированных наблюдениях аномалия потомства является показателем наследственной силы родителей женского пола, в то время как степень нормальности является аналогичным тестом наследственности по родителям мужского пола; поскольку родители женского пола всегда были ненормальными, родители мужского пола всегда были нормальными. У самого ненормального из наблюдавшихся котенков было по семь пальцев на каждой передней лапе, семь пальцев на правой задней лапе (на три больше, чем обычно) и шесть на левой задней лапе. Котята с семью пальцами на передних лапах и шестью на задних были сравнительно обычным явлением, и все промежуточные состояния между этим и нормальным были частым явлением. Кошки с дополнительными пальцами на ногах, я думаю, не редкость в большинстве стран, и тот факт, что эта особенность передается, также хорошо известен. Целью упомянутого исследования было систематическое наблюдение за передачей вируса через многие поколения. — Е. Б. П.]

299. Bonnet, 'Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften,' Anat. Anzeiger, Bd. III, 1888, p. 584; see also 'Beiträge zur patholog. Anatomie und allgem. Pathologie' Циглера и Науверка, Bd. IV, 1888.

300. Посмотрите на интересные замечания Дедерляйна по этому поводу, которые, по словам доктора Ишикавы из Японии, совершенно верны. Döderlein, 'Ueber schwanzlose Katzen,' Zool. Анцайгер, том x, ноябрь 1887 г., № 265.

301. Безусловно, верно, что среди народов, практикующих обрезание как ритуал, дети иногда рождаются с рудиментарной крайней плотью, но это происходит не чаще, чем в других странах, где обрезание не проводится. К такому результату привели довольно обширные статистические исследования.

302. Повидайся с Брокком, биологом. Centralblatt,' Bd. VIII. стр. 497, 1888.

303. В. Рихтер, 'Цур Истинный характер человека', биолог. Централблатт, Bd. VIII. 1888, стр. 289.

304. Этот случай не наблюдался самим Дарвином, но был сообщен ему Дж. П. Бишопом из Перри в Северной Америке (см. 'Космос', том ix, стр. 458). Помимо того факта, что ни в коем случае нельзя с уверенностью сказать, не было ли у отца врожденного порока развития большого пальца, отсутствуют точные данные о времени, в течение которого был поражен большой палец, и о времени, когда порок развития большого пальца впервые был замечен у детей и внуков; будь то при рождении или в более поздний период. Для тщательной критики также было бы необходимо иметь рисунки больших пальцев. Я бы не упоминал об этом случае из-за его неполной истории, если бы мне не показалось, что он иллюстрирует идеи, упомянутые выше. Конечно, я не утверждаю, что предложил правильное объяснение в данном конкретном случае. Вполне возможно, что у отца был врожденный порок развития большого пальца, о котором он забыл к тому времени, когда у него появились дети и внуки, и был поражен аномалией их больших пальцев.

305. See Burdach, 'Lehrbuch der Physiologie,' Bd. II, 1835-40, c. 128.

306. See Handwörterbuch der Physiologie von Rud. Wagner, Artikel 'Zeugung,' von Rud. Лейкарт.

307. See V. Hensen, 'Physiologie der Zeugung.' Leipzig, 1881.

КОНЕЦ.

Примечания переписчика:

Сноски были собраны в конце каждого эссе и приложений к каждому эссе.

На странице 198 формула $(1/p)$, вероятно, должна быть $(1/pn)$.

Исправлены очевидные опечатки. Оставлены любые орфографические неточности.

“Примечания”, используемые в этом томе, часто означают то же, что и сноски. Приложение к эссе I содержит “Примечания”, используемые в этом эссе. В сносках к Приложению к эссе I одно примечание относится к примечанию на другой странице, которое было собрано вместе со всеми другими примечаниями. Примечание, о котором идет речь, обозначено местным примечанием в фигурных скобках.

В сносках к эссе VII это

“См. ”Природа“, том 36, стр. 491-407.—Е. Б. П.”

был изменен на

“См. ”Природа“, том 36, стр. 491-507.—Е. Б. П.”

на предположение об опечатке.